Beiträge zur Kenntnis des Sporophyten von Polytrichum juniperinum Willdenow

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Hildegard Wenderoth
aus Kassel

Mit 64 Textabbildungen und Tafel I

Marburg 1931

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

Als Dissertation angenommen am 14. April 1931
Berichterstatter: Herr Prof. Dr. P. Claussen
Tag der mündlichen Prüfung: 22. April 1931

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus
„Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik
Bd. 14, Heft 2

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555603_0090

Einleitung.

Auf Anregung von Herrn Professor Claussen begann ich 1925 mit Untersuchungen über die Entwicklung des Sporophyten von *Polytrichum juniperinum* Willdenow. Ich beschäftigte mich insbesondere mit dem ganz jungen Sporophyten bis zur Aufteilung der Scheitelzelle und mit der Weiterentwicklung des Kapselteils.

Eine Zusammenstellung der entwicklungsgeschichtlichen Literatur über die Sporophytentwicklung der Laubmoose gibt Kuntzen (1912) zu Beginn seiner Arbeit über *Ceratodon purpureus*. Ich möchte daraus nur die für meine Aufgabe wichtigen Untersuchungen von Vaizey (1887, 1—3) hervorheben, die größtenteils an *Polytrichum commune* gemacht sind und besonders Fuß, Seta und Apophyse umfassen. Seit Kuntzen (1912) hat nur K. J. Meyer (1922) einiges über Polytrichaceensporophyten (*Catharinea*) veröffentlicht.

Eine Reihe von Verfassern beschäftigen sich mit dem Bau und der Entwicklung einzelner Teile der Mooskapsel. So ist die Sporogenese untersucht worden von Wilson (1909) bei *Mnium hornum*, von Marchal (1912) bei *Amblystegium*, von Boucherie (1913) bei *Barbula muralis*, von Melin (1915) bei *Sphagnum squarrosum* und von Allen (1916) bei *Catharinea*; Sapěhin (1911) und Weier (1930) haben das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe behandelt. Über das Assimilationsgewebe arbeiteten ungefähr gleichzeitig Magdeburg (1886), Haberlandt (1886) und Bünger (1890). Kuhlbrodt (1923) berichtete über die Spaltöffnungen. 1894 veröffentlichte Dihm seine Beobachtungen über den Annulus.

Das eigentümliche Peristom der Polytrichaceen wurde zuerst von Lantzius-Beninga (1847) genauer untersucht. Mit seiner Entwicklung haben sich besonders Goebel (1906), nach ihm K. J. Meyer (1922) befaßt. Eine ganz neue und sehr umfassende Arbeit über diesen Gegenstand liegt von R. van der Wijk vor (1929), der auch eine Literaturzusammenstellung gibt.

Schließlich möchte ich auf die zusammenfassende Darstellung der Polytrichaceen von Lorch (1909) hinweisen.

Technisches.

Das Material von *Polytrichum juniperinum* stammt zumeist aus der näheren Umgebung von Marburg. Es wurde stets möglichst bald nach dem Sammeln im botanischen Institut fixiert.

Als Fixierungsmittel wurden benutzt:

1. Chromsäure-Eisessig (Dauer der Einwirkung etwa 24 Stunden):
   Chromsäureanhydrid 1 g,
   Eisessig 3 ccm,
   Wasser dest. 96 ccm.
2. Juelsche Flüssigkeit (Dauer der Einwirkung etwa 24 Stunden):
   Zinkchlorid 1 g,
   Eisessig 1 ccm,
   Alkohol 65% 50 ccm.
3. Carnoys Gemisch, heiß (Dauer der Einwirkung einige Stunden):
   Eisessig 1 ccm,
   Alkohol abs. 2 ccm.

Bei Sporogonen vor Entwicklung der großen Kapselinterzellularräume verwandte ich gewöhnlich und mit gutem Erfolg Chromsäure-Eisessig. Die damit fixierten Objekte behielten nach dem Auswaschen stets eine schwach gelbliche Färbung und waren dadurch im Paraffin besser zu erkennen als mit Juelscher oder Carnoyscher Flüssigkeit behandelte. Für bereits lufthaltige Kapseln erwies sich das Juelsche Gemisch als günstiger wegen seines schnelleren Eindringens. Trotzdem, und obwohl sie mit dem Rasiermesser angeschnitten wurden, fanden sich im Paraffin nur selten luftfreie ältere Kapseln. Für junge Embryonen, die im Archegon fixiert wurden, war heißes Carnoysches Gemisch leidlich geeignet. Allerdings litten die Zellkerne bei dieser Behandlung ziemlich stark. Eine gute Fixierung von ganzen älteren Embryonen ist mir leider nicht gelungen. Stets zeigte sich Schrumpfung in der Zone der Zellstreckung. Da die Zellen im oberen Teil des Archegons sich schon früh verdicken, wurden Embryonen von etwa 1 mm Länge an lebend herauspräpariert und dann fixiert. Ich versuchte, ältere Archegonien und ebenso Seten durch zum Teil mehrwöchigen Aufenthalt in Chlordioxydessigsäure (G. Grübler, Leipzig) schneidbar zu machen, hatte aber nur mäßigen Erfolg. Bei Sporogonen, deren Seten bereits gebräunt waren, entfernte ich vor dem Abtöten nur nach Möglichkeit die Haare der Haube, zog diese selbst jedoch erst in Xylol ab, worin dies sehr leicht geschehen konnte.

Nach dem Fixieren wurden die mit Chromsäure-Eisessig behandelten Objekte mindestens 2 Stunden in fließendem Wasser ausgewaschen,

durch die Alkoholstufen (25%, 50%, 60%, 70%, 80%, 90%, 95%) in absoluten Alkohol, dann durch die Xylol-Alkoholstufen (1 + 3, 1 + 1, 3 + 1 Raumteile) in reines Xylol, schließlich in Paraffin vom Schmelzpunkt 50—52° gebracht. Bei Fixierung nach Juel oder nach Carnoy wurde mit 70%igem bzw. absolutem Alkohol ausgewaschen und dann entsprechend weitergeführt. Im Wärmschrank blieben die Objekte 1 Woche bis mehrere Monate. Die Schnittdicke betrug im allgemeinen 10 μ, nur bei älteren Kapseln war sie häufig größer. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin-Eisenalaun nach Heidenhain (0,5% Hämatoxylin in Leitungswasser, 3% Eisenalaun in destilliertem Wasser), die Gegenfärbung geschah mit Eosin-Nelkenöl.

Totalpräparate von jungen, bis 1 mm langen Embryonen erhielt ich, indem ich die Archegonien dicht unterhalb des Keimlings durchschnitt (Janzen 1909) und dann in Chloralhydratlösung brachte. Der Embryo glitt nach einiger Zeit von selbst heraus. Nachdem er durch Erwärmen genügend durchsichtig geworden war, färbte ich ihn auf dem Objektträger in einer Mischung von gleichen Teilen Glyzerin und wäßriger Gentianaviolettlösung und bewahrte ihn dann in verdünntem Glyzerin (1 + 1) auf. Ein Versuch, die Keimlinge in Glyzeringelatine einzuschließen, mißlang, da sie stark schrumpften.

Das Präparat zu Abb. 30 ist so hergestellt, daß die Kapsel nach Entfernung des größeren Teils der Wandschicht 1 Tag im Wärmeschrank in Xylolparaffin gelassen und dieses nach dem Erkalten abgebröckelt wurde. Schließlich durchtränkte ich die Kapsel mit einer Farblösung.

Die Zeichnungen der Schnittpräparate wurden, meist unter Benutzung einer homogenen Ölimmersion 2 mm von Zeiss (Eigenvergrößerung 90mal), mit dem Abbeschen Zeichenapparat aufgenommen[1].

Ergebnisse der Untersuchungen über den Entwicklungsgang.

Junge Embryonen.

In Abb. 21 seiner Arbeit: „Über die Blütezeit deutscher Laubmoose . . .“ zeigt Grimme (1903) einen dreizelligen Keimling von *Polytrichum piliferum*, der zunächst durch eine Querwand halbiert und in dessen oberer Zelle dann, als Beginn der Scheitelzellbildung, eine schräge Wand aufgetreten ist. Auch bei *Polytrichum juniperinum* entsteht die zweischneidige Scheitelzelle in der Spitzenzelle, nachdem 1—2 Querwände eingeschoben sind. Bei *Catharinea* werden nach Meyer (1922) in der Regel 2 Querwände gebildet.

Einen optischen Längsschnitt durch einen 0,1 mm langen Embryo

[1] Alle Abbildungen, mit Ausnahme der Abb. 16 und 22, beziehen sich auf *Polytrichum juniperinum*. Wo nichts anderes vermerkt ist, sind die Zeichnungen nach Mikrotomschnitten angefertigt. Ein beigefügtes Datum bedeutet den Tag der Fixierung.

bringt Abb. 1. Außer einer Basalzelle und der Scheitelzelle sind 4 Segmente vorhanden.

Die in Abb. 2 *A*—*D* wiedergegebenen 4 Schnitte (Schnittdicke 10 μ) stellen ebenso wie das räumliche Bild 3 (S. 348) einen zwar kaum längeren, aber bereits weiter entwickelten Embryo dar, der aus 32 Zellen besteht. *A* ist der oberste, *D* der unterste Schnitt der Serie. Die bei hoher Einstellung sichtbaren Wände sind mit glatten Linien durchgeführt, die übrigen durch punktierte angedeutet. Die erste Wand finden wir bei *A D A*. Die untere Tochterzelle ist durch Längswände, deren Verlauf Abb. 3 zeigt, in 4 Zellen zerlegt worden. Ob nun als zweite Wand in dem Keimling nochmals eine horizontale aufgetreten ist, oder ob jetzt bereits die zweischneidige Scheitelzelle angelegt wird, wie ich beinahe vermuten möchte, läßt sich leider nicht mit Sicherheit sagen. Im ersten Fall ist zunächst die Wand *B C E F* gebildet worden, im anderen sind durch die schrägen Wände *D C B* und *C E F* die beiden untersten Segmente und die Scheitelzelle entstanden. Betrachtet man die Zellgruppe *A B F A* als Ganzes, so ist sie durch die Längswand *D C* in zwei ungleiche Teile zerlegt, deren kleinerer *A B C D* — (8) — durch eine der Schnittebene parallele Wand halbiert ist (kenntlich an den beiden Kernen). In dem größeren — (7) — sind 5 Zellen gebildet, deren Begrenzungsflächen aus Abb. 3 ersichtlich sind. Die Reihenfolge, in der diese meist schrägen, zum Teil gebogenen Längswände aufgetreten sind, ist nicht mehr festzustellen. Auf die Fläche *B C E F* ist dann die schräge Wand *E G E* aufgetroffen und hat nach unten das Segment Nr. 6 abgegeben. Durch weiteres Scheitelwachstum sind die Segmente 5—1 entstanden. Mit Ausnahme der beiden jüngsten, noch ungeteilten, ist jedes dieser 6 Segmente durch eine in der Schnittebene liegende Wand in 2 Hälften zerfallen. Die weitere Aufteilung dieser Hälften geht in den Segmenten 6—4 (3 ist noch im zweizelligen Zustand) durch je eine Längswand vor sich, die oft schräg und häufig bogenförmig verläuft. In Segment 5 treten nun noch 4 Wände auf, wie aus Abb. 3 ersichtlich. Der besseren Übersicht halber sind die Segmenthälften noch einmal getrennt gezeichnet.

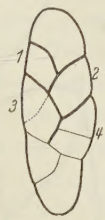


Abb. 1. 31. V. 28. Optischer medianer Längsschnitt durch einen etwa 0,1 mm langen Embryo. Etwa × 265.

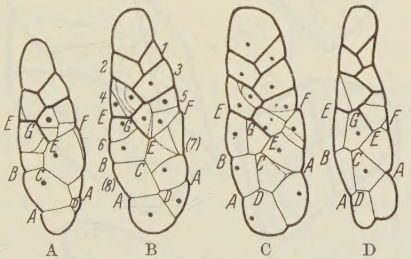


Abb. 2 A—D. 1. VI. 28. Die 4 aufeinander folgenden Mikrotomschnitte durch einen etwa 0,11 mm langen Embryo. A = oberster, D = unterster Schnitt der Serie. Schnittdicke 10 μ. .... = Wände bei tiefer Einstellung. Etwa × 265.

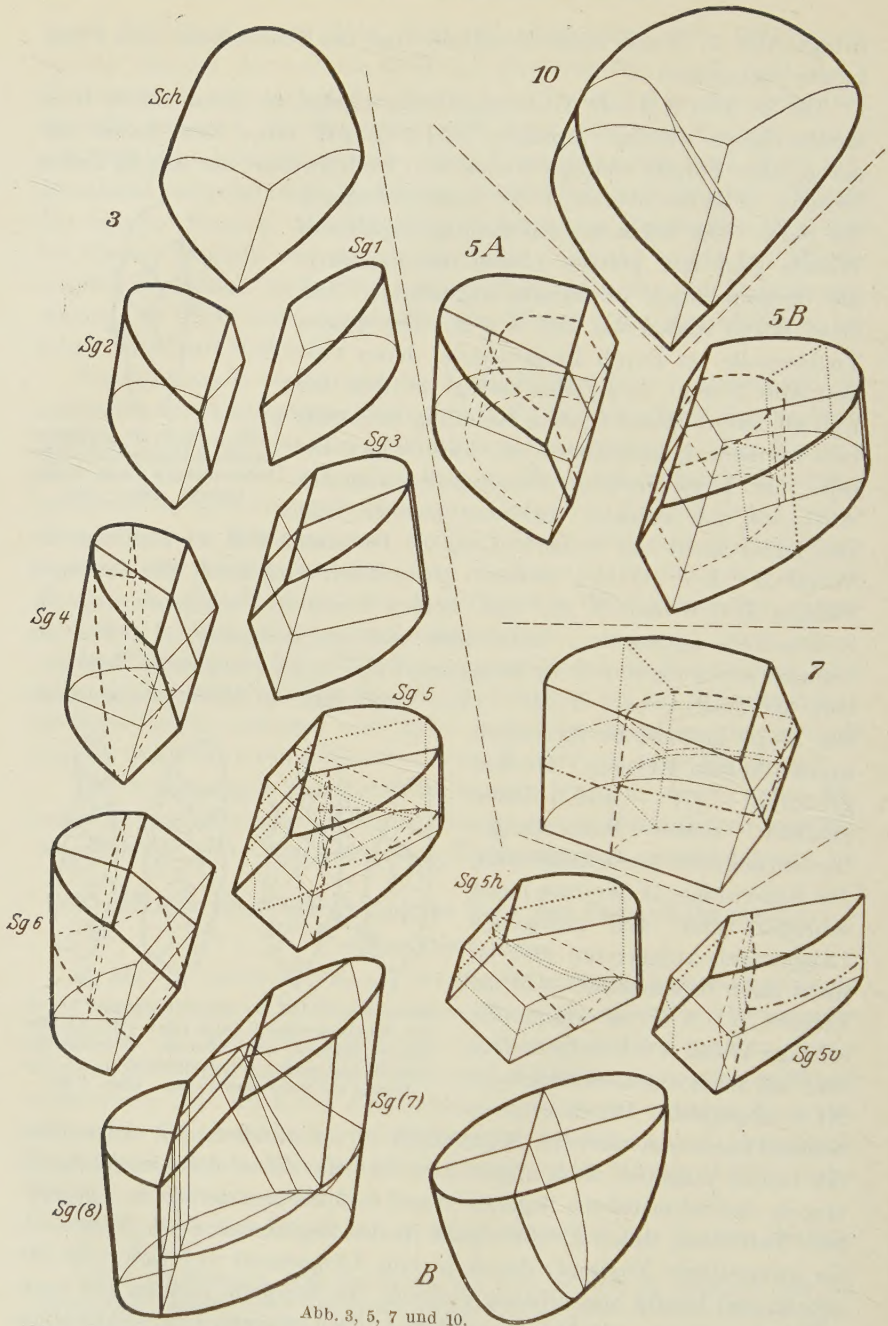


Abb. 3, 5, 7 und 10.

Abb. 3. Der Embryo von Abb. 2. Die vordere und hintere Hälfte von Segment 5 sind auch getrennt dargestellt. Etwa $\times 1000$. — Abb. 5A. Segment 5 von Abb. 4. ——— $= h$; — — $= p_1$. Etwa $\times 1000$. — Abb. 5B. Segment 6 von Abb. 4. . . . . $= r_1$. Etwa $\times 1000$. — Abb. 7. Segment 8, hintere Hälfte von Abb. 6. — · · — · · — · · $= q$ bzw. q_1. Etwa $\times 1000$. — Abb. 10. Scheitel mit Aufteilungswand von Abb. 12. Etwa $\times 1000$.

Abb. 4 zeigt einen 0,18 mm langen Embryo, der vor Bildung der Scheitelzelle 2 Querwände besessen hat; dann sind 12 Segmentwände entstanden. Während die älteren Segmente 12—8, mit Ausnahme der wohl überall vorhandenen Halbierungswand, ganz unregelmäßig und durchaus nicht übereinstimmend mit den entsprechenden Segmenten des zuvor geschilderten Embryo (Abb. 2 und 3) geteilt sind, kann man von Segment 7 an eine Gesetzmäßigkeit im Auftreten und Verlauf der Teilungswände feststellen, die von nun an, wie aus der Beobachtung älterer Embryonen zu ersehen ist, in ihren Grundzügen beibehalten wird. Betrachten wir diese Segmente, indem wir vom Scheitel aus rückwärts gehen, so finden wir das jüngste ungeteilt, während die beiden folgenden halbiert sind durch je eine parallel zur Schnittebene laufende Medianwand, die Segmenthalbierungswand h. In den Segmenten 4—6 (siehe die räumliche Darstellung auf S. 348, Abb. 5 A und B) ist nun in jeder Hälfte eine (gestrichelt gezeichnete) Längswand p_1 aufgetreten, die die Gestalt von $^1/_4$ Zylindermantel hat. Man kann den bogenförmigen Verlauf dieser Wand, der auch durch Querschnittbilder entsprechender Segmente (vgl. Abb. 8 B) bestätigt wird, leicht mit Hilfe der Mikrometerschraube feststellen, besonders, wenn noch keine weitere Aufteilung stattgefunden hat, wie in den Segmenten 4 und 5. Es entsteht dadurch in jeder Segementhälfte eine Innenzelle, die das Endothecium dieser Hälfte darstellt, und eine Außenzelle, das Amphi- oder Exothecium derselben. In Segment 6 ist das Exothecium durch 2 radiale Längswände r_1 (in Abb. 5 B punktiert) bereits vierzellig geworden. In Segment 7 ist die Grenze Endo-Exothecium ebenfalls deutlich erkennbar, doch läßt sich infolge der stärkeren Wandverknickungen nicht mehr entscheiden, ob sie auch hier durch eine einzige Wand entstanden ist. Vergleicht man die vordere Hälfte von Segment 7 mit der von Segment 6, so ist jede der 3 Zellen durch eine Querwand halbiert (siehe auch Abb. 7 auf S. 348). In der hinteren Hälfte ist nur im Endothecium eine horizontale Wand q aufgetreten, sie ist also erst vierzellig.

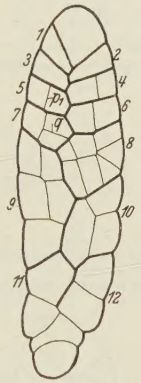


Abb. 4. 6. VI. 28. Medianer Längsschnitt durch einen etwa 0,18 mm langen Embryo. Etwa × 265.

Liste 1 gibt eine Übersicht über die Zellenzahl in den Segmenten der beiden zuletzt besprochenen Embryonen. Beginnen wir mit der Betrachtung der ältesten Segmente, so sehen wir die Zahl der Zellen ansteigen und dann wieder abfallen. Die Basis sowie die Segmente (8)—6 von A und 12—10 von B sind bereits teilungsunfähig geworden.

Der in Abb. 6 gezeichnete Embryo ist 0,28 mm lang und besitzt 15 Segmente. Abb. 7 (S. 348) zeigt die Aufteilung in der hinteren

Liste 1.

A. Embryo Abb. 2 und 3	vorn		hinten		zusammen in Zellen
Scheitel					1
Segment 1		–			1
„ 2		–			1
„ 3	1	+	1	=	2
„ 4	2	+	2	=	4
„ 5	4	+	4	=	8
„ 6	2	+	2	=	4
„ (7)		–			5
„ (8)	1	+	1	=	2
Basis		–			4
				Zusammen	32

B. Embryo Abb. 4.	vorn		hinten		zusammen in Zellen
Scheitel		–			1
Segment 1		–			1
„ 2	1	+	1	=	2
„ 3	1	+	1	=	2
„ 4	2	+	2	=	4
„ 5	2	+	2	=	4
„ 6	3	+	3	=	6
„ 7	6	+	4	=	10
„ 8	8	+	11	=	19
„ 9	6	+	15	=	21
„ 10	5	+	3	=	8
„ 11	2	+	1	=	3
„ 12	2	+	2	=	4
Basis		–			4
				Zusammen	89

Hälfte von Segment 8. In der vorderen Hälfte ist sie entsprechend. Ob und wieviel Segmente von dem späteren Kapselteil bereits vorhanden sind, läßt sich nicht entscheiden. Unter Kapsel (Theka) verstehe ich mit KUNTZEN (1912) denjenigen Abschnitt des Sporophyten, der den Deckel und das sporogene Gewebe liefert. Die Apophyse und die über ihr liegende Einschnürung rechne ich nicht hinzu. Da in Segment 9 das Endothecium durch eine Längswand geteilt ist, gehört dieser Abschnitt nicht zur Kapsel, denn in ihr tritt im Inneren stets zunächst eine Querwand auf, und Längswände werden erst dann gebildet, wenn das Exothecium zwei- bis dreischichtig ist. Im ältesten Teil des Keimlings sind an den Zellkanten kleine Interzellularräume entstanden, die erste Andeutung der beginnenden Zerstörung dieses Gebietes.

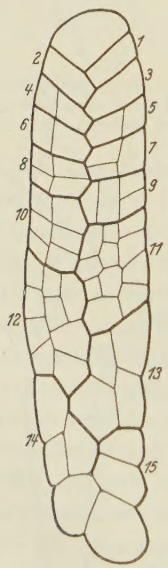


Abb. 6. 21. VI. 28. Medianer Längsschnitt durch einen etwa 0,28 mm langen Embryo. Etwa × 265.

Leider ist es mir nicht gelungen, größere Embryonen gut zu fixieren. Es trat stets Schrumpfung an der Stelle ein, wo die Zellen sich eben zu strecken begannen.

Als Ergänzung bringt Abb. 8 *A*—*E* einige Querschnitte durch den oberen Teil eines 0,38 mm

langen Embryo. Schnitt *A* (0,04 mm von der Spitze) wird durch die Segmentwand *s* in 2 Hälften zerlegt. Rechts von ihr liegt das noch ungeteilte Segment 2, links Segment 3, das durch die Längswand *h* halbiert ist. In Schnitt *B* (0,06 mm von der Spitze) sind bereits die Bogenwände p_1 vorhanden, die die Grenze Endothecium-Exothecium bilden; letzteres ist in der rechten Hälfte schon vierzellig. Schnitt *C* (0,07 mm von der Spitze) zeigt 4 Zellen im Endothecium und 8 im Exothecium, eine Zelle des inneren Zylinders ist gerade dabei, sich querzuteilen, wie an der Kernteilungsfigur zu erkennen ist. In Schnitt *D* (0,12 mm von der Spitze) findet weitere Aufteilung des Exotheciums durch radiale Längswände r_{1a} statt, die in Schnitt *E* (0,15 mm von der Spitze) vollendet ist. Die Zahl der Exotheciumzellen auf dem Querschnitt hat sich gegen *C* verdoppelt. Da das Innere durch Längswände geteilt, der äußere Hohlzylinder aber noch einschichtig ist, liegt dieser Schnitt tiefer als die spätere Kapsel.

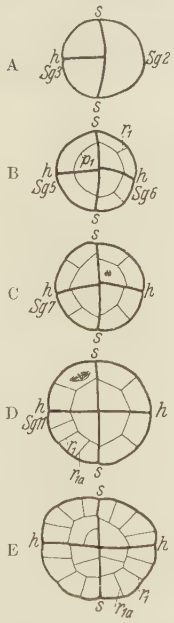


Abb. 8 A—E. 14. VI. 26. 5 Querschnitte durch einen etwa 0,38 mm langen Embryo. Etwa × 265.

Der Anfang der Entwicklung eines Sporogons von *Polytrichum juniperinum* stimmt also durchaus überein mit der anderer Laubmoose, wie er z. B. von Hofmeister (1851), Kienitz-Gerloff (1878) und zuletzt von K. J. Meyer (1922) geschildert worden ist. Nach Einschiebung von 1—2 Querwänden tritt in der Spitzenzelle eine zweischneidige Scheitelzelle auf, die abwechselnd nach rechts und links Segmente abtrennt. Die Basis sowie die zuerst gebildeten etwa 5 Segmente — ihre Zahl kann schwanken — teilen sich sehr unregelmäßig. Meist tritt in den letzteren zuerst eine längsverlaufende Halbierungswand auf. Sie sind bald ausgewachsen, die Zahl ihrer Zellen ist gering. Wie schon Vaizey (1888) angibt, krümmt sich dieser Teil des Embryo früh hakenförmig auf, wobei seine Zellen gewöhnlich mehr oder weniger zusammen geschoben werden (Vaizey 1888, 3, Abb. 2, 7 und 15). Diese Aufbiegung zeigt sich bei Sporogonen von etwa $2\,^1/_2$ mm Länge an.

Die später abgegebenen Segmente werden in ziemlich gesetzmäßiger Weise zerlegt.

Die Zahl der Segmente und ihre Verteilung auf die einzelnen Abschnitte des Sporophyten.

Betrachtet man einen Längsschnitt durch einen Embryo, dessen Länge etwa zwischen 1 mm und 1 cm liegt, so bemerkt man an seiner

Spitze eine Reihe von Segmenten, deren Endothecium aus großen, nur durch die Querwand q geteilten Zellen besteht: Abb. 12, 14—16 (Kienitz-Gerloff 1878, *Catharinea*). Den Abschluß gegen das darunter gelegene Gewebe mit kleinzelligem Endothecium bildet im allgemeinen eine Ebene. Er fällt also auf der einen Seite mit der Grenze eines Segments, auf der anderen mit dessen Mitte zusammen. Dieser Spitzenteil umfaßt den Scheitel und durchschnittlich $12\,^1/_2$ Segmente, wie aus Liste 2 hervorgeht. Es sind in ihr auch einige Sporogone enthalten, bei denen das Endothecium gerade weiter aufgeteilt wird, die Grenze gegen das schon länger kleinzellige Endothecium aber noch durchaus scharf ist. In der Scheitelzelle ist überall mindestens eine Aufteilungswand vorhanden.

Liste 2.

Lfd. Nr.	Abbildung	Tag der Fixierung	Länge des Embryo in mm	Zahl der Segmente, die den Spitzenteil liefern.	Aufteilungsgrad der Endothecium-Teile der einzelnen Segmente auf dem medianen Längsschnitt
1	12	21. VI. 28	0,52	$13\,^1/_2$	Nur 1. Querwand (q) vorhanden
2	11	23. VI. 28	0,61	$12\,^1/_2$	
3		15. VI. 28	0,78	$12\,^1/_2$	
4		4.VIII.25	1,65	$11\,^1/_2$	
5	14	4.VIII.25	2,4	$12\,^1/_2$	
6		21. VI. 26	2,5	$11\,^1/_2$	
7		21. VI. 26	2,6	$15\,^1/_2$	
8		29. VI. 26	3,0	$13\,^1/_2$	
9		29. VI. 26	4,0	12	
10		29. VI. 26	4,2	$12\,^1/_2$	
11	15	22.VIII.25	Nur Spitze geschnitten, da die Seta beginnt, hart zu werden	$11\,^1/_2$	
12		10.VIII.26		$14\,^1/_2$	An der Spitze weiter zerlegt
13		10.VIII.26		$13\,^1/_2$	Überall weiter zerlegt
			Durchschnitt	$12\,^1/_2$ (12,8)	

Abb. 9 zeigt im Längsschnitt ein Sporogon, das nur wenig jünger ist als das von Tafel I. Es sind eingetragen die Segmentwände, die Grenzwände Exo-Endothecium p_1 und zum Teil (gestrichelt) die ersten Querwände q—q_1; ferner ist durch schräge Schraffierung die ungefähre Lage und Höhe der Zone angegeben, die den untersten Teil des Deckelgebietes mit Peristom, Kolumellaverbreiterung usw. (siehe S. 363 bis 364) liefert, und die hier durch ihre etwas dunklere Färbung kenntlich ist; endlich ist das sporogene Gewebe angedeutet. Vergleicht man, am

Scheitel beginnend, die Länge der einzelnen Segmente miteinander, so findet man, daß sie anfangs ständig zunimmt, vom unteren Teil des Deckels bis kurz vor dem Ende des sporogenen Gewebes (Segmente 8 bis 11) ziemlich gleich bleibt, um plötzlich bedeutend geringer zu werden. Besonders unterhalb des sporogenen Gewebes, in der Höhe von Segment 14, tritt diese Querscheibe deutlich hervor. Auch an ganz alten Sporogonen, an denen die Segmentierung längst völlig verwischt ist, kennt man sie wieder an ihren kurzen Endotheciumzellen (vgl. Abb. 29). In, manchmal zum Teil wohl noch etwas unterhalb dieser Zone entstehen die Spaltöffnungen. Sie dürfte wohl der Halbsegmentplatte *H* bei *Ceratodon purpureus* (Kuntzen 1912) entsprechen, doch *kann* ihre Länge zwar auf $^1/_2$ Segment beschränkt sein, braucht es aber nicht, wie Abb. 9 zeigt. Leider vermag ich sie nicht ebenso sicher an jüngeren Kapseln wiederzufinden, wie dies Kuntzen bei *Ceratodon* gelungen ist. Nimmt man an, daß bei der vorliegenden der Spitzenteil, d. h. der Abschnitt mit den großen Endotheciumzellen, die durchschnittliche Anzahl von Segmenten — also $12\,^1/_2$ — besessen hat, so fällt seine Grundfläche ungefähr mit dem unteren Ende des sporogenen Gewebes zusammen, und die auffällige Querscheibe entspricht dem daruntergelegenen, eine Segmentlänge hohen Gewebe mit schon früh aufgeteiltem Endothecium. Ich möchte annehmen, daß das sporogene Gewebe in der Regel nach unten nicht über den „Spitzenteil" hinausreicht. Vielleicht endet es aber manchmal schon etwas früher, und ein Teil der späteren kurzzelligen Querscheibe, die ja ungefähr dem Einschnitt mit den Spaltöffnungen entspricht, liegt dann noch oberhalb seiner Grundfläche. Jedenfalls kann man sagen, daß im allgemeinen der „Spitzenteil" des jungen Sporophyten der späteren Kapsel entspricht.

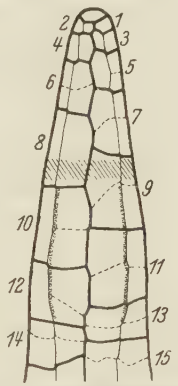


Abb. 9. 15. III. 26. Medianer Längsschnitt durch ein Sporogon zu Beginn der Ausbildung des sporogenen Gewebes. Übersichtsbild. Vergr. etwa ×54.

Bekanntlich (vgl. z. B. Kienitz-Gerloff 1878) wird das Scheitelwachstum der Laubmoossporogone schon sehr frühzeitig durch ein Wachstum mit interkalarem Meristem ersetzt. Bei *Polytrichum juniperinum* sind die Embryonen $^1/_2$—1 mm lang, wenn die Aufteilung des Scheitels erfolgt. Bereits in diesem Alter sind die untersten, wenigzelligen Segmente fertig entwickelt, die nächstfolgenden stark aufgeteilt in zum Teil in der Längsrichtung gestreckte Zellen. Dadurch verwischen sich im mittleren und unteren Teil die an der Spitze sehr scharfen Segmentgrenzen, so daß die sichere Feststellung der Gesamtzahl der von der Scheitelzelle abgegebenen Segmente nur selten möglich ist.

Abb. 11 *A* zeigt einen optischen Schnitt durch einen etwa 0.61 mm langen, mit Chloralhydrat durchsichtig gemachten Embryo. Die 23 Segmentwände sind etwas schematisch eingetragen, in den Segmenten 19 und 17 außerdem die ersten Querwände angedeutet. Bei *B* sieht man die Spitze desselben um etwa 90° gedrehten Keimlings mit der ersten Aufteilungswand in der Scheitelzelle.

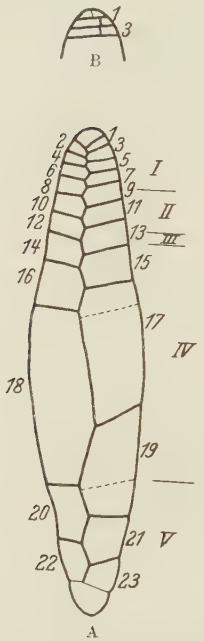


Abb. 11 A. 23. VI. 28. Medianer optischer Längsschnitt durch einen Embryo von etwa 0,61 mm Länge. Übersichtsbild, die 23 Segmente sind eingetragen. Vergr. etwa ×106. — Abb. 11B. Die Spitze desselben Embryos um etwa 90° gedreht, die erste Aufteilungswand in der Scheitelzelle zeigend.

Ich versuche nun an Hand dieser Zeichnung die Verteilung der Segmente auf die einzelnen Abschnitte des Sporophyten zu erläutern. Der Spitzenteil, also die spätere Kapsel, besteht bei dem vorliegenden Embryo aus dem Scheitel und $12\,^1/_2$ Segmenten (I und II). Legt man die Beobachtungen an dem älteren Sporogon (Abb. 9) zugrunde, so entfallen davon $8\,^1/_2$ Segmente auf den Deckel (I) und 4 auf den sporenbildenden Teil (II). Da der Keimling nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Segmenten aufweist — an einem anderen zählte ich 26 —, will ich für den sich anschließenden Einschnitt oberhalb der Apophyse, den Spaltöffnungsring, nur $^2/_2$ Segmente, also 1 Segment in Anrechnung bringen (III).

Der unterste, fertig entwickelte Teil besteht in diesem Fall aus der durch die erste Querwand abgegliederten Basis und $4\,^1/_2$ Segmenten (V). Es bleiben daher für die Apophyse, die Seta und den größten Teil des Fußes zusammen noch 5 Segmente übrig (IV). Wie diese Segmente sich auf die einzelnen Abschnitte verteilen, und ob sie alle durchschnittlich die gleiche Länge erreichen oder nicht, kann ich nicht sagen. Nach dem Aussehen der Zellen möchte ich vermuten, daß die obere Hälfte von Segment 19 und die untere von 18 sich nur noch wenig an dem Wachstum beteiligen werden.

Die Summe der von der Scheitelzelle abgegebenen Segmente schwankt nach meinen Beobachtungen etwa zwischen 23 und 26, jedoch habe ich nur wenige Zählungen ausgeführt. Natürlich ist auch die Zahl der Segmente, die die einzelnen Abschnitte aufbauen, keine feststehende.

Entwicklung des älteren Sporophyten.

Die Kapsel.

Die Entwicklung der Kapsel von der Aufteilung der Scheitelzelle bis zur Ausbildung des sporogenen Gewebes.

Die Aufteilung der Scheitelzelle erfolgt durch eine senkrecht oder mehr oder weniger schräg gestellte Wand. Häufig zeigt diese den aus Abb. 10 (S. 348) ersichtlichen Verlauf: Während sie in der vorderen Hälfte genau einer Segmentwand gleicht, die wie üblich auf der vorhergehenden aufsitzt, kreuzt sie dann plötzlich die Berührungslinie der beiden jüngsten Segmente, um nunmehr auf dem vorletzten zu verlaufen. Auf dem medianen Längsschnitt täuscht sie auf diese Weise ein weiteres Segment vor (Abb. 12: Der Scheitel dieses etwa 0,52 mm langen Embryo ist in Abb. 10 vergrößert dargestellt). Daß sie auch dieselbe Lage wie die Segmenthalbierungswand h haben kann, beweisen die Querschnitte in Abb. 13, wobei A den Scheitel, B bei gleicher Anordnung des Schnittes einen ungefähr 30 μ tieferen Teil eines etwa 0,93 mm langen Embryo wiedergibt. Die linke Hälfte des Scheitels ist hier schon in zwei Zellen zerlegt. Der $2^1/_2$mal so große Embryo in Abb. 14 besitzt erst einen zweizelligen Scheitel mit einer in der Schnittebene gelegenen Aufteilungswand. Wie Abb. 15 zeigt, kann der Scheitel später aus ziemlich vielen Zellen bestehen. Die Aufteilungswände sind oft schräg gestellt und können leicht mit Segmentwänden verwechselt werden. Ich möchte annehmen, daß VAN DER WIJK (1929) sich durch solche Wände hat täuschen lassen, wenn er angibt, daß ein Sporophyt von *Polytrichum commune* mit etwa 0,7 mm langem Kapselteil (VAN DER WIJK 1929, Abb. 25) eine tätige Scheitelzelle besitzt. Das Scheitelgebiet erhält bald eine dickere Außenhaut als die tiefer gelegenen Teile, wie ich z. B. an dem Totalpräparat eines knapp 1 mm langen Embryo deutlich feststellen konnte. Es beendet seine Teilungen verhältnismäßig früh.

Die Segmente, die sich dicht unter dem Scheitel befinden, teilen sich ziemlich unregelmäßig. Häufig wird hier, wie auf dem Querschnitt Abb. 13 B, die Grenze Endo-Exothecium nicht durch eine einzige, bogenförmige Wand, sondern durch 2 Wände hergestellt.

In den übrigen Segmenten scheint fast immer eine Bogenwand p_1 diese Grenze zu bilden. Es folgt eine radiale Längswand r_1 in der Außenschicht, darauf eine Zerlegung jedes Segmentes in eine obere und eine untere Hälfte durch 2 Querwände q im Inneren und 4 außen: q_1 (vgl. Abb. 7, S. 348). Bald darauf steigt die Zahl der Zellen in dem sich vorerst allein weiter teilenden Exothecium von 8 in jedem Segment auf 16, indem in jeder Zelle eine radiale Längswand r_{1a} auftritt (Abb. 8 E und 17 A). Vielleicht entstehen diese Wände manchmal auch früher als die Querwände. Nunmehr bilden sich, zuerst unten, dann nach der Spitze zu

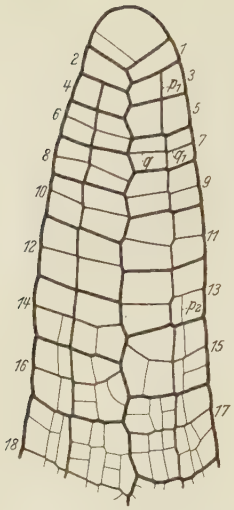


Abb. 12.

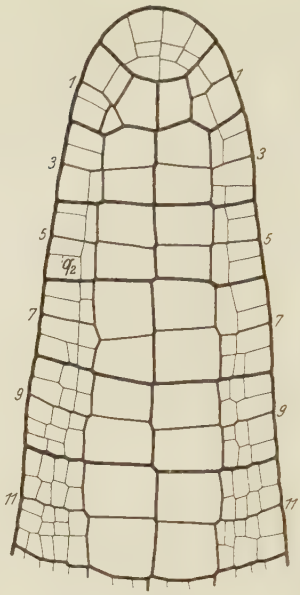


Abb. 16.

Abb. 17 A.

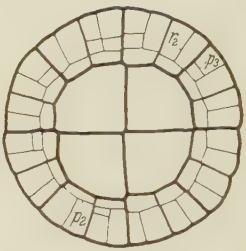


Abb. 17 B.

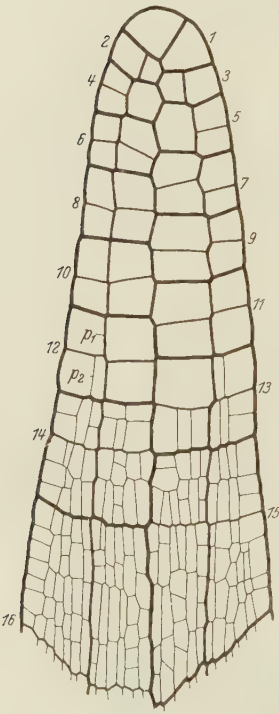
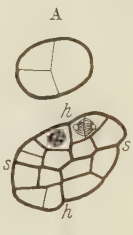


Abb. 14.



A

B

Abb. 13.

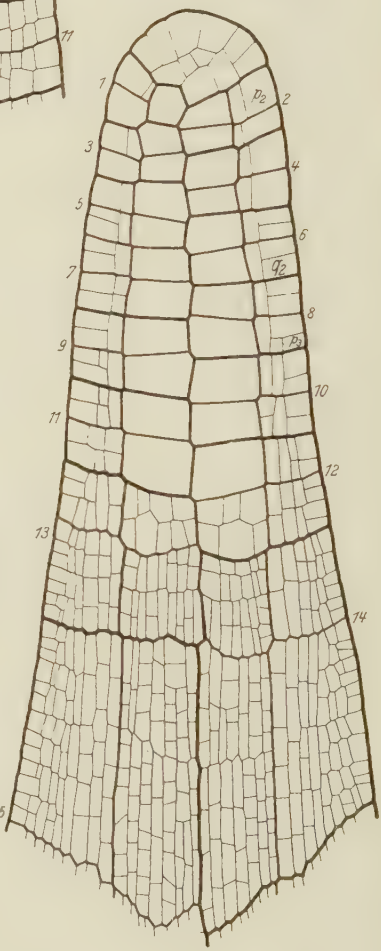


Abb. 15.

Abb. 12. 21. VI. 28. Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines etwa 0,52 mm langen Embryo. Scheitel aufgeteilt. Etwa × 265. — Abb. 13 A und B. 9. IX. 26. Querschnitte durch den aufgeteilten Scheitel (A) und durch einen ungefähr 0,04 mm von der Spitze entfernten Teil eines etwa 0,93 mm langen Embryo. Etwa × 265. — Abb. 14. 4. VIII. 25. Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines etwa 2,4 mm langen Sporophyten. Scheitel aufgeteilt (Teilungswand in der Zeichnung nicht sichtbar). Etwa × 265. — Abb. 15. 22. VIII. 25. Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines jungen Sporophyten. Etwa × 265. — Abb. 16. *Polytrichum piliferum*, 12. IX. 25. Medianer Längsschnitt durch den Kapselteil (betr. Schnittrichtung vgl. S. 357). Etwa × 265. — Abb. 17 A und B. 4. VIII. 25. Querschnitte durch den Kapselteil, der dicht unterhalb von Schnitt B endet. Etwa × 265.

fortschreitend perikline Wände p_2, so daß der äußere Mantel zweischichtig wird: Abb. 14, Segment 12 untere und 13 obere Hälfte, Abb. 15, Segmente 1—4. Ausnahmsweise kann zuvor noch eine Querwand entstanden sein, wie gleich zweimal bei Segment 3 in Abb. 16. Diese Abbildung zeigt einen fast medianen Längsschnitt von *Polytrichum piliferum*, der gegenüber den sonst gezeichneten um 90° gedreht ist. Es ist daher nur jedes zweite Segment sichtbar und in dessen Mitte die Halbierungswand *h*. Von *Polytrichum juniperinum* standen mir keine gleich guten Präparate in dieser Ansicht zur Verfügung.

Betrug die Zahl der Randzellen auf dem Querschnitte bisher 16, so steigt sie jetzt durch Einschaltung von radialen Wänden r_2: Abb. 17 *B* (32 Randzellen). Auf dem Längsschnitt verdoppeln sich gleichzeitig die Zellen der äußersten Schicht durch Bildung von Querwänden q_2: Abb. 15, 6.—9. Segment, Abb. 16, 5. Segment. Dann folgen wieder perikline Wände p_3, so daß das Exothecium jetzt dreischichtig ist: Abb. 17 *B* in 7 Zellen, Abb. 18 *A* in 11 Zellen, Abb. 15, Segmente 8 und 9. Zuweilen entstehen erst diese Periklinen, darauf die Längs- bzw. Querwände: Abb. 15, Segment 10, Abb. 20, Segment 5, Abb. 19 links oben.

Wenn das Exothecium im oberen Teil der Kapsel 2, im unteren 3 bis 4 Zellenlagen dick ist, fängt auch das Endothecium an, sich zu teilen. Wenigstens in der Mitte und am unteren Ende ist die erste Wand sehr häufig eine Perikline p_i von derselben Gestalt wie die Grenzwand Endo-Exothecium: Abb. 18 *A* und *B*. Weiter oben findet sich auch oft zuerst eine Antikline, die von der *s*- bzw. *h*-Wand zu p_1 führt, und auf der dann eine zweite mehr oder weniger senkrecht steht, um sie mit dem anderen Arm des aus *s* und *h* gebildeten sogenannten Grundkreuzes zu verbinden: Abb. 19. Das Endothecium gliedert sich auf diese Weise in einen inneren Voll- und einen äußeren Hohlzylinder. Die Grenzwand (p_i) zwischen beiden ist auf dem Längsschnitt Abb. 20, ausgenommen in den obersten Segmenten, überall zu finden. Ich möchte an dieser Stelle auf die 4 Schemata von Abb. 22 *A*—*D* hinweisen, in denen die verschiedenen Bildungsmöglichkeiten der Grenze Exo-Endothecium und der ersten Aufteilungen im Endothecium wiedergegeben sind.

Während bei verschiedenen anderen Moosen, z. B. bei *Orthotrichum* (Vouk 1876), *Funaria* (Campbell 1905, Janzen 1909) und *Ceratodon* (Kuntzen 1912) aus der Schicht zwischen p_1 und p_i nur sporogenes Gewebe + innerer Sporensack hervorgehen, liefert diese bei *Polytrichum* in der Regel auch noch einen Teil des weiter innen liegenden Gewebes. Nun entstehen im Endothecium rasch und ziemlich unregelmäßig zahlreiche neue Wände. Der Hohlzylinder verhält sich zunächst ähnlich wie früher das junge Exothecium: Es bilden sich mehrere radiale Längswände (Abb. 21). Gewöhnlich folgen dann perikline und etwa gleichzeitig Querwände. Manchmal bleibt die so entstandene äußere Zellenlage dauernd

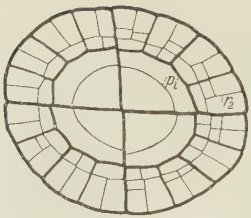


Abb. 18 A.

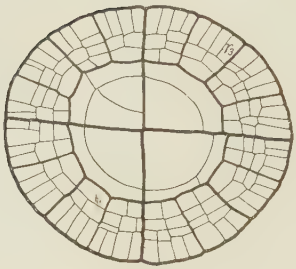


Abb. 18 B.

Abb. 19.

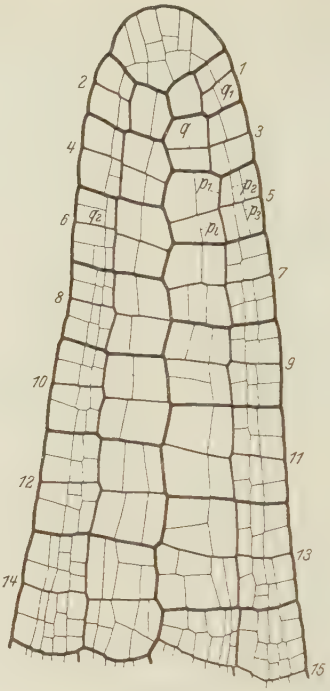


Abb. 20.

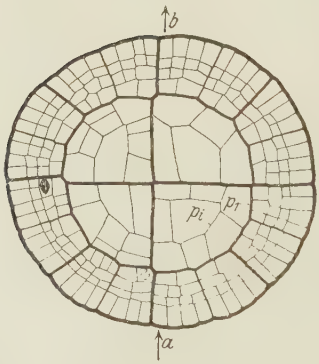


Abb. 21.

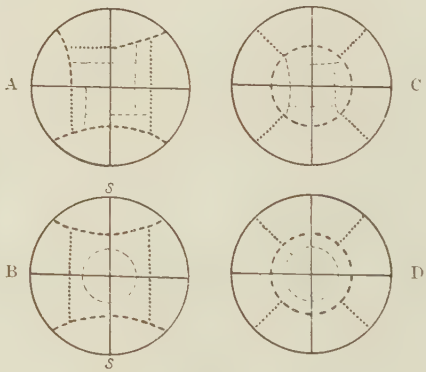


Abb. 22.

Abb. 18 A und B. 10. VIII. 26. Querschnitte durch den Kapselteil. Schnitt B geht durch den Grund desselben, A liegt etwa 0,1 mm höher. Etwa ×265.

Abb. 19. 10. IX. 26. Querschnitt etwa 0,11 mm unterhalb der Spitze. Etwa ×265.

Abb. 20. 10. IX. 26. Medianer Längsschnitt durch den Kapselteil. Etwa ×265.

Abb. 21. 10. VIII. 26. Querschnitt durch den später sporenbildenden Teil. Etwa ×265.

Abb. 22 A—D. Schemata: Verschiedene Bildungsmöglichkeiten der Grenze Exo-Endothecium und der ersten Aufteilung im Endothecium. A *Orthotrichum* (Vouk 1876). B *Phascum* (Kienitz-Gerloff 1878). C *Funaria* (Campbell 1905). D *Polytrichum*.

einschichtig und wird später zum sporogenen Gewebe; in anderen Fällen wird sie durch perikline Wände mehrreihig, und nur die dann äußerste Schicht bildet das Archespor. Auch die innere Zellenlage wird gewöhnlich später zwei- bis mehrschichtig.

Gleichzeitig mit dem Hohlzylinder finden auch im Zentrum Aufteilungen statt. Abb. 21 zeigt, wie in diesem Fall die ersten Wände annähernd parallel zum Grundkreuz laufen und die nächstfolgenden auf den ersten mehr oder weniger senkrecht stehen. Ein Längsschnitt durch das Endothecium in der Richtung *a*—*b* würde etwa ein Bild ergeben, wie es Abb. 20 in der Höhe von Segment 12 wiedergibt. Letztere Abbildung, die ein etwas jüngeres Sporogon darstellt als der zuvor erwähnte Querschnitt, weist an mehreren Stellen des zentralen Teils Querwände auf, so in den Segmenten 9 und 13.

Während dieser Wandbildungen im Endothecium vermehren sich die Zellen des Exotheciums beständig. Im Gegensatz zum Endothecium herrscht im Exothecium in der Aufeinanderfolge der Wände eine große Regelmäßigkeit. Die teilungsfähige Zone liegt in der jeweils äußersten Zellschicht. Hier entstehen abwechselnd *p*-, *q*- und *r*-Wände. Es kommt anfangs selten, dann häufiger vor, daß mehrere perikline Wände hintereinander gebildet werden. Dagegen ist es im allgemeinen eine Ausnahme, wenn in derselben Randzelle 2 Radial- oder Querwände auftreten. Umgekehrt werden in den inneren Zellen wohl radiale und horizontale, aber so gut wie niemals perikline Wände eingeschaltet (abgesehen von den viel später einsetzenden Teilungen im äußeren Sporensack und dem Interzellularengewebe, von denen noch die Rede sein wird). Diese dem Exothecium des Laubmoossporophyten eigentümliche, von innen nach außen fortschreitende Entwicklung, die von fast allen Beobachtern (z. B. Vouk 1876, Kienitz-Gerloff 1878, Vaizey 1888, 3, Janzen 1909, Kuntzen 1912) hervorgehoben wird, gestattet es, die Schichten in der Reihenfolge ihrer Entstehung zu beziffern. Unter 1. Schicht verstehe ich also die unmittelbar an der Grenze Endo-Exothecium gelegene, unter 2. die nächstäußere usw.

In dem Querschnitt Abb. 18 *A* sind aus den ursprünglich 16 Zellen der 1. Schicht des Exotheciums — dem späteren äußeren Sporensack — 22 geworden, in dem etwa 100 μ tiefer liegenden Schnitt Abb. 18 *B*, der von demselben Sporogon stammt, bereits 26. Die Einschiebung von Querwänden in dieser Schicht zeigt Abb. 20 in ihrem unteren und mittleren Teil. Die Zahl der Randzellen ist in Abb. 18 *B* durch Bildung von Radialwänden r_3 nahezu verdoppelt gegenüber Abb. 18 *A*. Fast die Hälfte der Zellen hat vor dem Auftreten der Radialwand 2 Periklinen hintereinander gebildet, an diesen Stellen ist das Exothecium also vierschichtig. In Abb. 21 ist die Vierschichtigkeit beinahe überall eingetreten. Alle Zellen des innersten Hohlzylinders haben sich geteilt, an

einigen Stellen sind die Tochterzellen noch einmal in 2 zerfallen. Links unten sind die quergeschnittenen Spindelfasern einer Kernteilungsfigur zu sehen, die neu entstehende Zellplatte kommt parallel der Schnittebene zu liegen. Auch die Zellen der 2. Schicht haben zum Teil Radialwände eingeschaltet. Eine Zelle in der Mitte links ist gerade im Begriff, dies zu tun.

Bedeutend weiter entwickelt sind bereits die Sporogone, von denen der Längsschnitt Abb. 23 und der Querschnitt Abb. 24 stammen. Der Querschnitt könnte annähernd übereinstimmen mit einem solchen, den man sich in Höhe von Segment 14 oben durch das im Längsschnitt dargestellte Sporogon Abb. 23 gelegt denkt. In Wirklichkeit ist die quer getroffene Kapsel ein wenig älter, so daß bei ihr der Schnitt durch ein näher der Spitze gelegenes Segmentpaar gegangen ist. Da die mittleren und unteren Segmente sich jedoch in derselben Weise entwickeln und nur die unteren den darüber liegenden etwas voraus sind, so spielt dies beim Vergleich keine Rolle. Abb. 25 soll eine Anschauung vom räumlichen Verlauf der Wände in einer *Polytrichum*-Kapsel vor Ausbildung des sporogenen Gewebes geben. Es sind hierzu in etwas schematisierter Form das Stück des Längsschnittes Abb. 23 zwischen den beiden gestrichelten Linien *a* . . . . *a*, *b* . . . . . *b*, sowie der Querschnitt Abb. 24 benutzt worden.

Betrachten wir zunächst das Exothecium. Dieses zeigt auf dem Querschnitt einen außerordentlich regelmäßigen Aufbau. Die Zahl seiner Schichten beträgt fast überall 5, nur an wenigen (4) Stellen sind erst 4 vorhanden. Gegenüber Abb. 21 sind nur in den inneren Schichten radiale Wände eingeschaltet worden, und jeder Ring besteht jetzt aus 64 Zellen, mit Ausnahme des innersten, in dem noch 4 Zwischenwände fehlen. Auf dem Längsschnitt sieht man, daß in der unteren Kapselhälfte (beginnend bei Segment 10 unten) im Exothecium überall die den r_3-entsprechenden q_3-Wände gebildet sind. In den Segmenten 15 und 16 sind zusammen bereits 4 Wände q_4 vorhanden. Auch hier bestehen vielfach durch nachträgliche Querwandbildung im Inneren alle Schichten aus gleich vielen Zellen, so z. B. in Segment 13, in dem jede achtzellig ist. Wie immer nimmt die Dicke des Exotheciums nach der Spitze zu ab. Sie beträgt 2—3 Zellreihen in Segment 3 gegen 5—6 in Segment 16.

Im Endothecium läßt sich auf dem Querschnitt und besonders im unteren Teil auch auf dem Längsschnitt meist deutlich die Grenze zwischen dem äußeren Mantel und dem zentralen Teil (ρ_i) erkennen. In der räumlichen Zeichnung habe ich sie durch eine punktierte Linie hervorgehoben. Die Mächtigkeit der Außenschicht beträgt auf dem Querschnitt und der unteren Hälfte des Längsschnittes meist 3, zuweilen 4 Zellen. Ihre Aufteilung ist recht gut in dem rechten unteren Viertel von Abb. 24 zu sehen. Hier sind zunächst einige Radialwände entstanden, dann ist

durch tangentiale Wände Zweischichtigkeit eingetreten, worauf jede Schicht weiter durch radiale und später tangentiale Wände zerlegt ist. Vergleicht man hiermit etwa Segment 13 des Längsschnittes, so findet

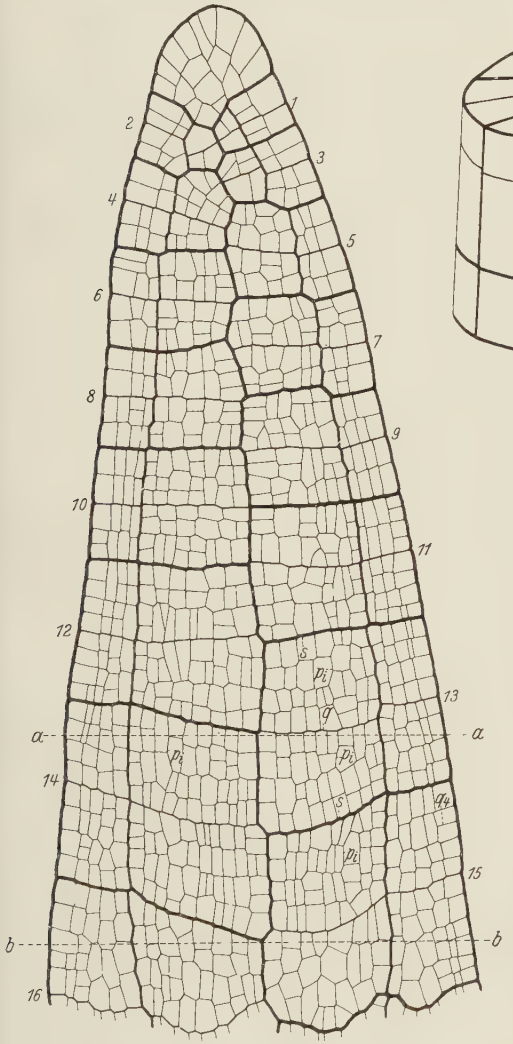


Abb. 23.

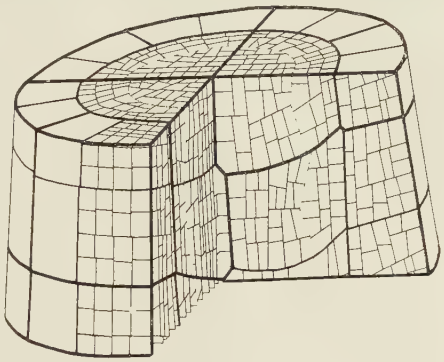


Abb. 25.

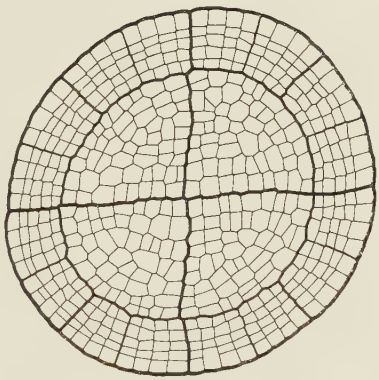


Abb. 24.

Abb. 23. 7. XI. 26. Medianer Längsschnitt durch den Kapselteil. Etwa ×265.
Abb. 24. 6. III. 27. Querschnitt durch den Kapselteil noch vor Ausbildung des sporogenen Gewebes. Etwa ×265.
Abb. 25. Räumliche Darstellung von einem Stück des Kapselteils. Unter Benutzung des Stücks zwischen *aa*—*bb* von Abb. 23 und von Abb. 24. Schematisiert.

man, daß die ersten Periklinen ebenso wie p_i von *s* bis *q* durchlaufen, erst später werden Quer- und dann wieder Tangentialwände gebildet. Es ist diese Reihenfolge sehr häufig, doch nicht etwa ohne Ausnahme. Segment 13 liegt im später sporenbildenden Teil der Kapsel. Nimmt man an, daß bei der Weiterentwicklung die Vierschichtigkeit zunächst nicht über-

schritten wird, so entsteht aus der Zone zwischen p_i und der ersten Periklinen Kolumella- bzw. Interzellularengewebe, während außen innerer Sporensack und Archespor gebildet werden. Falls jedoch noch ferner Tangentialwände auftreten, nehmen entsprechend mehr Schichten an der Kolumellabildung teil.

Die Aufteilung des inneren Vollzylinders unterscheidet sich auf dem Querschnitt ziemlich gut von der des Mantels, während dies in der Längsansicht nicht der Fall ist. Abb. 24 zeigt, wie die ersten Wände meist annähernd parallel zu *s* bzw. *h* verlaufen und die folgenden auf den ersten senkrecht stehen. Dann kommen den vorhergehenden gleichlaufende oder dazu senkrechte Wände usf. Doch sind auch schräg oder bogenförmig verlaufende Wände durchaus keine Seltenheit. Der Längsschnitt läßt erkennen, daß die Querwände, ebenso wie im Mantel und im Exothecium, öfter leicht schräg nach oben außen verlaufen, besonders im unteren Drittel der Kapsel. Die größte Dicke des zentralen Teils beträgt 8 Zellen (Segment 14 oberhalb *q*).

Die Kapsel zu Beginn der Ausbildung des sporogenen Gewebes.

Tafel I gibt einen nur an der Spitze nicht ganz medianen Längsschnitt durch eine Kapsel wieder, deren sporogenes Gewebe soeben anfängt, deutlich hervorzutreten, und die eine Länge von etwa 1 mm besitzt. Die annähernd quer verlaufenden Teile der Segmentwände und die ersten Querwände (q—q_1) sind durchlaufend links mit kleinen, rechts mit großen Buchstaben bezeichnet. Leider habe ich nicht feststellen können, ob *C* ein Stück einer *s*- oder eine q—q_1-Wand ist. Im ersteren Fall würde Segment 3 oben von *B*, unten von *C*, im letzteren von *B* und *D* begrenzt sein. Infolge dieser Unsicherheit läßt sich auch von den entsprechenden älteren Wänden nur sagen, daß sie Teile von Segmentwänden oder erste Querwände sind. Um eine Segmentzählung zu ermöglichen (die also unter Umständen um $^1/_2$ Länge abweicht), habe ich willkürlich das Stück zwischen *B* und *C* als Segment (3) bezeichnet, die älteren Segmente entsprechend als (4) usw.

Man kann an dem Präparat bereits eine Gliederung erkennen in den Deckel mit der Zone der Paukenhaut und des Peristoms — in der Abgrenzung des Deckels habe ich mich nach Goebel (1906, S. 40) gerichtet —, den sporenbildenden Teil und den unterhalb der eigentlichen Kapsel liegenden Spaltöffnungsring, der sich durch eine leichte Einschnürung von dem benachbarten Gewebe abhebt. Die Grenzen zwischen den einzelnen Gebieten sind aber noch unscharf.

Der obere Teil des Deckels ist gut $7^1/_2$ Segmente lang. Er reicht etwa bis zur Linie *x* . . . *x*. Im Exothecium ist die Zahl der Schichten gegenüber den entsprechenden Stellen von Abb. 23 kaum verändert. Wie dort beträgt sie an der Spitze (2)—3, weiter unten 4; am Grunde sind bei der

älteren Kapsel 5 Schichten vorhanden. Auch bei der späteren Entwicklung bleibt das Exothecium gewöhnlich im oberen Teil 3—4, im mittleren 4—5, im unteren meist 5 Zellen dick. Nur dicht über $x \ldots x$ können noch perikline Wände auftreten.

Wieviel Querwände in den einzelnen Segmenten gebildet sind, richtet sich nach ihrer Lage (im allgemeinen um so weniger, je näher der Spitze), nach der Länge des Deckelabschnittes oberhalb $x \ldots x$, wobei natürlich gleiche Entwicklungshöhe der Sporogone Voraussetzung ist, und nach der Zahl der Segmente, die ihn aufbauen. Während Tafel I zahlreiche q_4-Wände zeigt, z. B. unterhalb F, waren in einem Sporogon, dessen oberer Deckelteil aus $10\,^1/_2$ Segmenten aufgebaut war, nur wenige vorhanden. Zuweilen sind mehrere Querwände hintereinander aufgetreten, wie in den Randzellen der oberen Hälfte von Segment (8).

Schneidet man einen gleichalterigen oder älteren Deckel quer (vgl. auch VAN DER WIJK 1929, § 13), so entspricht die Aufteilung des Exotheciums in der Nähe der Spitze etwa der von Abb. 19. Auf tiefer gelegenen Schnitten findet man Bilder ähnlich den Abb. 18 *B* bzw. 24. Über der späteren Peristomzone besitzt der Deckel sehr häufig 5 Schichten, die 4 inneren je mit etwa 64, die äußere mit ungefähr 128 Zellen: Abb. 26 *A*. Eine genaue Zählung an einer etwas älteren Kapsel (von ihr stammt Abb. 39) zeigt, daß in diesem Fall

in der 1. (innersten)	Reihe	56 Zellen	(= —8),
„ „ 2.	„	60 „	(= —4),
„ „ 3.	„	63 „	(= —1),
„ „ 4.	„	70 „	(= +6),
„ „ 5. (äußersten)	„	123 „	(= —5)

vorhanden sind.

Wie im Exothecium, so ist auch im Endothecium höchstens noch unmittelbar über $x \ldots x$ (Tafel I) eine Zellvermehrung zu erwarten. Im Vergleich zu Abb. 23 haben die Zellen an Zahl nicht allzusehr zugenommen, wohl aber an Rauminhalt, und zwar hat eine ziemlich gleichmäßige Vergrößerung nach allen Seiten hin stattgefunden.

An den eben geschilderten Abschnitt schließt sich der untere Teil des Deckels an, eine Zone von knapp $^1/_2$ Segmentlänge. Sie wird nach unten durch den oberen Rand des sporogenen Gewebes begrenzt, übrigens weit weniger scharf, als es auf Tafel I durch die schematische Eintragung der Kerne den Anschein hat. Aus ihr entwickeln sich die trichterförmige Verbreiterung der Kolumella, die später zur Paukenhaut wird, das Peristom, der außerhalb des Peristoms gelegene ringartige Teil des Deckels und endlich eine unmittelbar über der Paukenhaut gelegene Scheibe kleinzelligen Gewebes.

Eine Andeutung der späteren Trichterform der Kolumella ist bereits jetzt erkennbar: man beachte die Grenze Exo-Endothecium. Das Exo-

thecium ist größtenteils sechsschichtig. Durch das nachträgliche Auftreten von Querwänden, besonders in den 4 inneren Schichten, erscheinen die Zellen bedeutend kürzer als die entsprechenden im Deckel. Einen Querschnitt ($^1/_{16}$ Kreisumfang) in dieser Höhe zeigt Abb. 26 *B*. Er unterscheidet sich von dem nur wenig oberhalb gelegenen (Abb. 26 *A*) besonders durch die in den Randzellen entstandenen Periklinen. An manchen Stellen sind in der 4. Schicht radiale Wände aufgetreten.

Im Endothecium haben gerade die ersten Zellteilungen eingesetzt, die nachher zur Bildung der Kolumellaverbreiterung usw. führen. Im gefärbten Präparat heben sich seine inhaltreichen Zellen als etwas dunklerer Streifen von dem darüber und darunter gelegenen Gewebe ab.

Der eben geschilderte Abschnitt geht nach unten allmählich in den sporenbildenden Teil der Kapsel über, der hier aus ungefähr 3, im Vergleich zu jüngeren Entwicklungsstufen stark gestreckten Segmenten besteht und etwa an den Wänden *k — L* endet. Das Exothecium ist größtenteils 6, an der Basis 7 Zellen mächtig. Die Zahl der Zellen in den einzelnen Schichten, die in Abb. 23 durchschnittlich 4 für jedes Halb-

A B C

Abb. 26 A—C. 15. III. 26. Querschnitte durch je $^1/_{16}$ des Exotheciums. Kapsel etwas jünger als in Abb. 24. Etwa × 265.

segment betrug, ist infolge der Bildung von Querwänden bedeutend gestiegen. Diese Zunahme ist annähernd gleichmäßig in den mittleren, aber stärker in den beiden Grenzreihen erfolgt. Auf gut gefärbten Präparaten beobachtet man, daß die äußeren Schichten eine dunklere Farbe aufweisen als die weiter innen gelegenen. Am hellsten erscheint die zweitinnerste, in der sich später die Interzellularen entwickeln. Dann folgt ein stärker gefärbter Streifen, der aus der innersten Exotheciumschicht — dem äußeren Sporensack —, sowie aus dem sporogenen Gewebe und dem inneren Sporensack besteht. Daran schließt sich die ziemlich blasse Kolumella.

Die an den äußeren Sporensack anstoßende Lage des Exotheciums beginnt an manchen Stellen, z. B. zwischen *h* und *i* mit den Vorbereitungen zur Bildung der Interzellularräume: es treten schräge Wände auf, die meist von unten innen nach oben außen verlaufen. Der äußere Sporensack fällt durch seine auf dem Längsschnitt annähernd quadratischen oder in radialer Richtung gestreckten (Abschnitt *K — L*) inhaltreichen Zellen auf.

Ihm benachbart, aber innerhalb der Grenze Exo-Endothecium liegt das sporogene Gewebe. Es ist leicht kenntlich an seinen schmalen Zellen, deren Breite fast nirgends die der anstoßenden erreicht. Der

Durchmesser der meist annähernd kugeligen Kerne ist oft nur wenig kleiner als die Entfernung zwischen den beiden Tangentialwänden. Der sich anschließende ebenfalls einschichtige innere Sporensack ist einstweilen an verschiedenen Stellen noch sehr verschieden dick, so daß er in der Zeichnung nur stellenweise deutlich hervortritt. Im Präparat ist er durch seine Färbung leicht kenntlich.

Die Zellen im Inneren der Kapsel gehören der Kolumella an mit Ausnahme der randlichen Zone, die später Interzellularengewebe liefert. Sie sind im allgemeinen erheblich größer als die entsprechenden der Abb. 23, besonders fällt ihre Streckung in der Längsrichtung auf. Eine Folge dieser Differenzierung ist, daß meist nur die jüngsten Wände als solche erkennbar sind. So ist z. B. die Grenze p_i zwischen dem äußeren Mantel und dem inneren Zylinder nirgends mehr einwandfrei nachzuweisen.

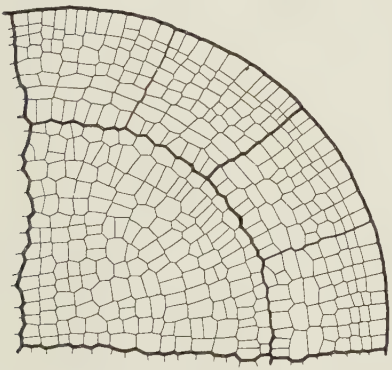


Abb. 27 A. 21. IV. 25. Querschnitt durch $^1/_4$ des sporenbildenden Teils der Kapsel. Etwa $\times$ 265.

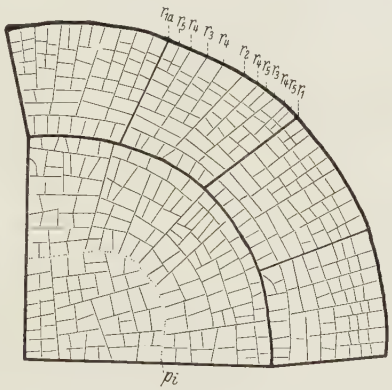


Abb. 27 B. Aufteilungsschema zu Abb. 27 A.

Abb. 27 *A* zeigt $^1/_4$ eines Querschnittes durch den sporenbildenden Teil einer allerdings etwas älteren Kapsel, Abb. 27 *B* denselben Schnitt mit schematischer Eintragung der Aufteilungswände. Natürlich erhebe ich keinen Anspruch darauf, diese Analyse vollkommen richtig durchgeführt zu haben, das ist in diesem Entwicklungszustand gar nicht mehr möglich. Sie soll nur ein Bild davon geben, wie etwa die Aufteilung erfolgt sein kann. Das Exothecium hat ungefähr seine endgültige Schichtenzahl erreicht: es ist meist 8, an einigen Stellen 7 Zellen dick. Nur die 2. und 3. Schicht bestehen noch, wie in Abb. 24, aus rund 64 Zellen im Kreis. Diese Zellen sind jedoch gewachsen, besonders in tangentialer Richtung. Während alle Präparate annähernd 64 „Spannfäden"anlagen zeigen, bewegt sich die Zellenzahl in der 3. Schicht zwischen 64 und 128. So zählte ich auf einem Schnitt durch eine etwas jüngere Kapsel 121 ($^1/_{16}$ des Exotheciums gibt Abb. 26 *C* wieder). Im äußeren Sporensack hat eine Verdoppelung der Zellenzahl stattgefunden. In den äußeren

Schichten sind überall r_4-Wände aufgetreten, an einigen Stellen finden sich sogar r_5-Wände.

Im Endothecium ist zunächst wohl eine bogenförmige, im Schema punktierte Wand p_i gebildet worden. In diesem Fall ist der äußere Mantel 6—8 Zellen dick. Auch hier schwankt die Zellgröße im inneren Sporensack stärker als im äußeren, was bei der verschiedenen Art der Entstehung nicht wundernimmt.

Eine leichte Einbuchtung des Umrisses ungefähr zwischen k—L und m—N deutet an, daß sich hier die tiefe Rinne entwickeln wird, in der die Spaltöffnungen liegen. Wir befinden uns an dieser Stelle also unterhalb der eigentlichen Kapsel. Wie bereits früher erwähnt (S. 353), kennzeichnet sich diese Zone durch die geringe Höhe ihrer Segmente sowie durch ihre kurzen Endotheciumzellen. Weiter sind der gegenüber der Mitte des sporenbildenden Teils deutlich verringerte Querdurchmesser des Endotheciums und der fast entsprechend vergrößerte des Exotheciums auffällig: man beachte den bogenförmigen Verlauf der Grenze Exo-Endothecium, den man übrigens schon an jüngeren Sporogonen feststellen kann (Abb. 23).

Die Kapselentwicklung während der Sporogenese. Übersicht.

Nachdem in der Kapsel das sporogene Gewebe deutlich erkennbar geworden ist (Tafel I), geht ihre weitere Entwicklung rasch vonstatten. Abb. 28 — Ausschnitte aus diesem Sporogon bringen die Abb. 41 *A* und *B* und 63 *A* und *B* — zeigt, wie die Apophyse in der Entwicklung vorauseilt (Vaizey 1888, 3; van der Wijk 1929, S. 337). Ferner läßt sie erkennen, daß die Anschwellung von Kapsel und Apophyse nicht gleichmäßig einsetzt, sondern daß eine Flanke gefördert wird. In diesem Alter fangen die Interzellularräume an, sich zu bilden. Ein großer Interzellularrraum wird an der Außenseite des äußeren Sporensacks angelegt, also in der 2., häufig auch in der 2. und 3. Exotheciumschicht. Die Zellen dieser 1—2 Schichten durchsetzen ihn in Form von Fäden, die ich mit Lorch (1909, S. 535) als Spannfäden bezeichnen möchte. Gleichzeitig entsteht ein entsprechender Luftraum an der Innenseite des inneren Sporensacks. Dadurch gliedert sich der sporenbildende Teil der Kapsel im *Exothecium* in die Kapselwand, den Interzellularraum mit seinen Spannfäden und den äußeren Sporensack, im *Endothecium* in das sporogene Gewebe, den inneren Sporensack, den Interzellularraum nebst Spannfäden und die Kolumella. Äußerer Sporensack, sporogenes Gewebe und innerer Sporensack bilden bekanntlich zusammen einen allseitig frei im Kapselraum aufgehängten, in sich selbst zurücklaufenden Gewebestreifen, den ich der Kürze wegen einfach Gesamtsporensack nennen will. Kleinere Interzellularen treten auf in der Apophyse und dem Spaltöffnungsring (Atemhöhlen!) sowie in der Kolumella.

Teils durch diese Bildung von Hohlräumen, teils durch Vergrößerung der einzelnen Zellen, endlich in manchen Geweben, z. B. dem sporogenen, durch Zellteilung nimmt die Spitze des Sporophyten an Länge und besonders an Umfang beträchtlich zu. Die Angabe von VAN DER WIJK (1929, S. 338 und 358), daß bei *Polytrichum commune* das Längenwachs-

Abb. 28. 24. III. 26. Medianer Längsschnitt durch Kapsel, Apophyse und den obersten Teil der Seta zu Beginn der Interzellularraumbildung in der Kapsel. Übersichtsbild. Vergr. etwa ×16.

Abb. 29. 8. IV. 26. Medianer Längsschnitt durch Kapsel und Apophyse. Sporogenes Gewebe zweischichtig, etwas jünger als in Abb. 50. Vergr. etwa ×16.

tum des sporenbildenden Teils der Kapsel zu Beginn der Interzellularraumbildung erlischt, kann ich für *Polytrichum juniperinum* nicht bestätigen (Abb. 28 und 29).

Die Kapselwand wird infolge ungleich starken Wachstums vierkantig, wie dies die Zeichnungen von VAIZEY (1888, 3, Taf. 9, *Polytrichum formosum* und *commune*) und VAN DER WIJK (1929, *Polytrichum commune*) zeigen. Der Gesamtsporensack folgt in seinem Verlaufe annähernd der

Wand, d. h. er bildet 4 Flügel aus, während die Kolumella ihre Zylinderform beibehält. Diese Kantenbildung in den äußeren Kapselteilen steht in keiner Beziehung zu der Lage der *s*- und *h*-Wände. Die Gestalt des Gesamtsporensacks erleidet aber noch eine weitere Veränderung. Er wächst nämlich stärker in die Länge als Wand und Kolumella und übertrifft die Wandschicht außerdem auch durch sein Weitenwachstum. Infolgedessen legt er sich in zahlreiche Quer- und Längsfalten.

Abb. 30.

Abb. 29, die den medianen Längsschnitt durch ein Sporogon mit zweischichtigem sporogenem Gewebe darstellt, zeigt diese Faltung des Gesamtsporensacks. Man erkennt darauf ferner die Apophyse und den darüber liegenden Spaltöffnungsring mit seinen Atemhöhlen. Am Grunde der Kolumella schiebt sich zwischen die in der Längsrichtung gestreckten Kolumellazellen und den Leitstrang der Apophyse die bereits früher erwähnte Gruppe von kurzen Zellen ein (Tafel I, etwa zwischen *k*—*L* und *m*—*N*). Weiter oben sieht man die trichterförmige Verbreiterung der Kolu-

Abb. 31.

Abb. 30. Kapsel und Apophyse kurz vor Lösung der Sporenmutterzellen aus dem Verband. Im sporenbildenden Teil ist die Kapselwand größtenteils entfernt, um die Faltung des Gesamtsporensacks zu zeigen. Vgl. Abb. 31. Etwa × 16. — Abb. 31. Querschnitt durch die Kapsel Abb. 30, etwas unterhalb der Mitte des sporenbildenden Teils. Übersichtsbild. Vergr. etwa × 16.

mella, die Anlage des Peristoms, sowie die Zone, an der sich später der Deckel ablösen wird.

Abb. 30 (siehe Technisches), die ich der Freundlichkeit von Fräulein M. Rudolph verdanke, gibt eine räumliche Vorstellung von der Faltung des Gesamtsporensacks auf einer späteren Stufe. Von der hier wiedergegebenen Kapsel stammt der in gleicher Weise angeordnete, gleich stark vergrößerte Querschnitt 31, der etwa durch die Mitte des sporen-

bildenden Teils geführt ist. Das sporogene Gewebe hat seine Teilungen wohl vollendet, doch stehen seine Zellen noch in festem Verbande miteinander. Gegenüber Abb. 29 fällt in Abb. 30 die Vertiefung der Spaltöffnungsrinne auf, sowie besonders die veränderte Gestalt des Deckels. Dieser zeigt an seinem Grunde einen ringförmigen Wulst, darüber einen ziemlich flachen Kegel, der in einem „Schnabel" endet. Mit zunehmendem Alter wird der Kegel immer flacher und ist an der reifen Kapsel oft fast ganz verschwunden: Abb. 35; VAN DER WIJK (1929), *Polytrichum commune*, Abb. 19—21 und 8.

Der Deckel.

Die Entwicklung des Deckels bei *Polytrichum commune* (und vergleichsweise bei *Polytrichum juniperinum*) ist in jüngster Zeit sehr ausführlich von VAN DER WIJK (1929) behandelt worden. Vor ihm haben sich mit dem Bau des Deckels und besonders des Peristoms und der Paukenhaut unter anderen LANTZIUS-BENINGA (1847), DODEL-PORT (1878—1883), GOEBEL (1906), HAGEN (1913) und zuletzt MEYER (1922, *Catharinea*) beschäftigt. Soweit meine eigenen Untersuchungen reichen, stimmen sie im allgemeinen mit denen von VAN DER WIJK (1929) überein, so daß ich mich hier auf einige Ergänzungen beschränken kann.

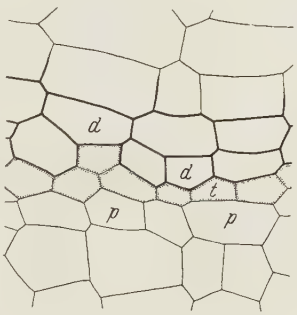


Abb. 32. Ausschnitt aus dem medianen Längsschnitt durch einen Deckel vor Bildung der Paukenhaut. Zeichenerklärung s. Text. Handschnitt. Etwa ×265.

Wie ich schon erwähnt habe und wie bereits von DODEL-PORT (1878—1883) angegeben ist, entsteht die Paukenhaut (das Epiphragma) — wenigstens bei *Polytrichum juniperinum* und *Polytrichum gracile* — aus dem trichterförmigen Teil der Kolumella, dessen Zellen dabei ganz zusammengedrückt werden. Der an jüngeren Kapsellängsschnitten so auffällige horizontale Streifen kleinzelligen Gewebes (Abb. 29) ist also nicht oder nur in ganz unbedeutendem Maße an der Bildung der Paukenhaut beteiligt (vgl. dagegen z. B. LANTZIUS-BENINGA 1847, VAN DER WIJK 1929). Abb. 32 zeigt ein Stück eines medianen Längsschnittes durch dieses Gebiet. Mit *d* sind die braunwandigen Zellen bezeichnet, die den unteren Abschluß des abgelösten Deckelteils liefern, mit *t* die bei der Trennung Deckel-Paukenhaut zerreißenden Zellen mit den zuletzt körnig verdickten Zellwänden (LANTZIUS-BENINGA 1847, VAN DER WIJK 1929), mit *p* die obersten Zellen der späteren Paukenhaut. Die kleinsten Zellen sind im allgemeinen die Zellen *t*.

Die Stelle, an der Peristom und Paukenhaut miteinander vereinigt bleiben, sieht, von oben betrachtet, ähnlich aus wie bei *Polytrichum*

commune (VAN DER WIJK 1929, S. 318), doch ist bei *Polytrichum juniperinum* der Rand der Paukenhaut nicht gewellt, sondern glatt. Auf dem Längsschnitt ist die Verbindung Paukenhaut (*p*)-Peristom (*pe*) auf der

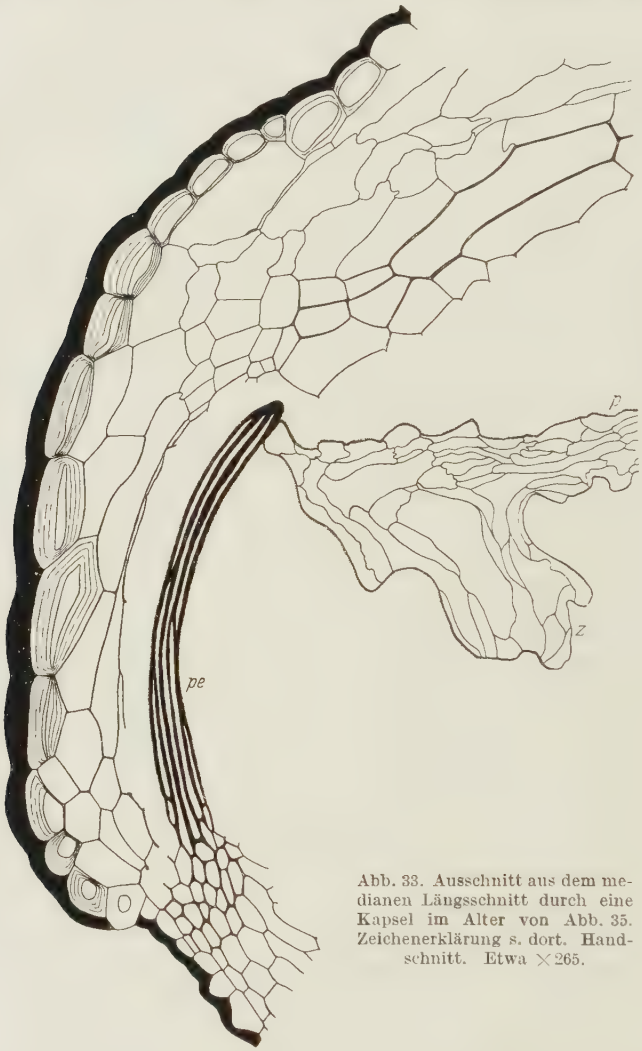


Abb. 33. Ausschnitt aus dem medianen Längsschnitt durch eine Kapsel im Alter von Abb. 35. Zeichenerklärung s. dort. Handschnitt. Etwa ×265.

rechten Seite der Abb. 35 recht gut zu erkennen. Die Lichtbilder 34 und 35 sind Aufnahmen von Handschnitten. Besonders der Schnitt durch die ältere Kapsel mußte ziemlich dick ausgeführt werden, wenn er nicht auseinanderfallen sollte. Infolgedessen ist das danach hergestellte Bild nicht überall scharf. Die ebenfalls nach einem Handschnitt angefertigte

Zeichnung Abb. 33 gibt die Befestigung der Paukenhaut nicht ganz richtig wieder, da letztere durch den Schnitt zum Teil vom Peristom losgelöst ist. Die Wände in Peristom und Paukenhaut sind in dieser Abbildung nur schematisch eingetragen, immerhin ist, glaube ich, deutlich zu erkennen, daß die Paukenhaut aus einer ganzen Reihe von besonders in der Längsrichtung zusammengedrückten Zellenlagen besteht.

Abb. 33 und 35 zeigen, daß die Paukenhaut nahe ihrem Rande (bei *z*) tiefer in den darunterliegenden Hohlraum hineinragt. Betrachtet man einen Tangentialschnitt durch diesen Teil der Kapsel von innen (Abbild. 36), so bemerkt man, daß von der eigentlichen Paukenhaut ein — auch von Hagen (1913) erwähnter — Gewebestreifen herunterhängt, der unten in einzelne Zotten (*z*) aufgelöst ist. Die Zahl der Zotten entspricht annähernd der der Peristomzähne. Dieser Streifen mit seinen Anhängseln entsteht aus zum mindesten einem Teil der großen Zellen, die in etwas jüngeren Kapseln den Rand der Kolumellaverbreiterung bilden (Abbild. 34, *z*; Lantzius-Beninga 1847, Abb. 32). Die Zottenbildung dürfte mit der Gestalt der Peristomzähne im Zusammenhang stehen. Diese haben einen etwa dreieckigen Querschnitt. Eine Spitze des Dreiecks zeigt nach innen. Dadurch wird das anstoßende Gewebe in einzelne Zellgruppen zerlegt, die je den Raum von der Mitte des einen bis zur Mitte des benachbarten Peristomzahns einnehmen. Jeder solchen Zellgruppe entspricht dann eine Zotte. Wenn die Zotten in Abb. 36 nicht vor den Lücken der Peristomzähne liegen, so kann das wohl leicht durch Verschiebungen beim Schneiden bedingt sein.

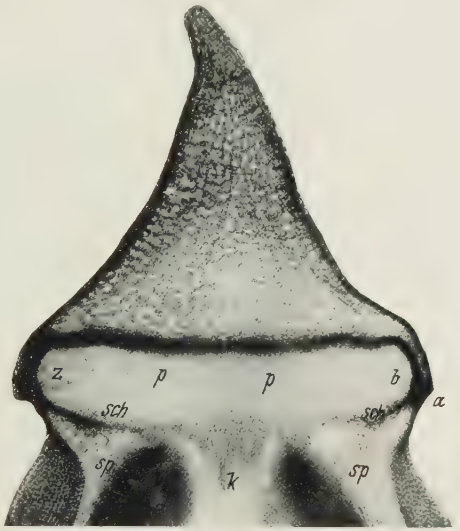


Abb. 34. Medianer Längsschnitt durch den oberen Teil einer Kapsel mit jungen Sporen. Handschnitt. Vergr. etwa ×28. Zeichenerklärung bei Abb. 35.

Auf dem Lichtbild 35 fallen borstenähnliche Gebilde (*b*) auf, die meist unterhalb des eigentlichen Peristoms, an der sogenannten Grundhaut, ansitzen und von ihr mehr oder weniger senkrecht nach innen abstehen. Sie sind auch auf Abb. 36 zu beobachten. Es handelt sich um verschieden gestaltete, teilweise mit gelblicher, ziemlich dicker Wand versehene Zellen, die man schon an etwas jüngeren Kapseln (Abb. 34, *b*) finden kann.

Schließlich möchte ich noch auf die in der Mitte mit einer runden Öffnung versehene Querscheibe (*sch*) hinweisen, die auf dem Längs-

Abb. 35. Medianer Längsschnitt durch den oberen Teil einer Kapsel mit reifen Sporen. Handschnitt. Vergr. etwa × 28. *a* = Annulus, *b* = Borsten (s. Text), *k* = Kolumella, *p* = Paukenhaut, *pe* = Peristom, *sch* = Querscheibe mit Öffnung in der Mitte (s. Text), *sp* = äußerer Sporensack, *z* = Zotten (s. Text).

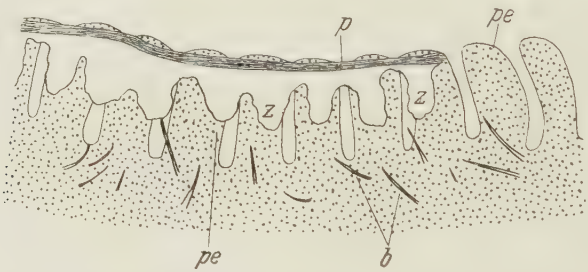


Abb. 36. Tangentialer Längsschnitt (Handschnitt) durch eine Kapsel mit reifen Sporen. Man sieht von innen auf das Peristom; davor die Paukenhaut mit ihren Zotten. Zeichenerklärung bei Abb. 35. Übersichtsbild. Vergr. etwa × 92.

schnitt Abb. 35 besonders links deutlich zu sehen ist. Meines Wissens hat zuerst Hagen (1913) die Aufmerksamkeit auf sie gelenkt. Sie entsteht etwa aus dem Gewebe, das der Fortsetzung des Gesamtsporensacks

(S. 366) entspricht und auf Abb. 29 dunkel gefärbt ist. An ihrem Innenrand geht sie mit scharfem Knick in den äußeren Sporensack über (*sp* auf Abb. 34 und 35), der in seinem obersten Teil der Querscheibe nahezu parallel läuft. Die Scheibe besteht im fertigen Zustand aus wenigen Lagen zusammengedrückter, meist farbloser Zellen. Zwischen ihr und dem äußeren Sporensack kann man noch Spannfäden finden, deren Wände zum Teil gebräunt sind.

Schon Dihm (1894) macht darauf aufmerksam, daß die Zellen im Inneren des Deckels Schleim führen. In der Tat können diese zusammengeschobenen Zellen kurz vor der Loslösung des Deckels bis fast zum Verschwinden des Lumens verquellen.

Die dicht über dem Annulus gelegenen Epidermiszellen werden oft noch zuletzt durch Auflagerung von farblosen Lamellen stark verdickt (Abb. 33).

Der sporenbildende Teil der Kapsel.
Kapselwand und Interzellularraum des Exotheciums.

Das Exothecium des sporenbildenden Teils der Kapsel hat im entwickelten Zustand eine Mächtigkeit von 7—9 (ursprünglichen) Schichten. Auf den äußeren Sporensack folgen bei mäßig ausgebildeten Kapseln eine, bei kräftigen 2 Lagen Spannfäden mit zahlreichen lebhaft grünen, stärkeführenden Chloroplasten. Auch die angrenzende Wandschicht gehört infolge ihres Reichtums an Chloroplasten noch zum Assimilationsgewebe. Der mittlere Teil der Wand besteht aus 3—4 Lagen meist großer, annähernd isodiametrischer Zellen mit kleineren blaßgrünen Plastiden und dünnen Wänden. Man kann ihn mit Haberlandt (1886) als Wassergewebe bezeichnen. Den Abschluß bildet die Epidermis, eine Schicht kleiner Zellen mit zuletzt verdickter Außenwand.

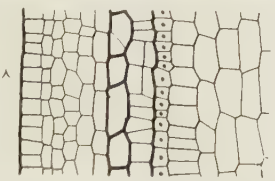


Abb. 37[1]. 15. III. 26. Medianer Längsschnitt. Etwa ×265.

Verfolgen wir nun die Entwicklung des Exotheciums, insbesondere die der Spannfäden! Abb. 37 zeigt ein Stück eines medianen Längsschnittes durch ein Sporogon, das etwas älter ist als das auf Tafel I wiedergegebene. Das Exothecium ist durchweg achtschichtig. Im äußeren Sporensack ist in zwei Zellen je eine tangetiale Wand aufgetreten. Die 2. Schicht besteht aus 4 Zellen, die Spannfadenmutterzellen heißen sollen. Sie sind hier und in allen folgenden Abbildungen durch

[1] Abb. 37—48: Zeichnungen zur Interzellularenentwicklung im sporenbildenden Teil der Kapsel. Die Spannfadenmutterzellen der 2. Exotheciumschicht sind durch kräftigere Linienführung hervorgehoben. Die Zellen des sporogenen Gewebes sind durch Punkte gekennzeichnet. Bei den Längsschnitten gibt ein ^ die Lage des Deckels an.

kräftigere Umrahmung hervorgehoben. Die 1. und 3. Zelle von oben sind geteilt. Die dabei entstandene Wand hat einen ganz charakteristischen Verlauf: sie führt vom unteren Ende der inneren Tangentialwand zum oberen der äußeren, und ich möchte sie daher als Diagonalwand bezeichnen. Sie steht nur auf medianen Längsschnitten senkrecht zur Schnittebene und ist daher nur auf diesen deutlich sichtbar. Die Spannfadenmutterzelle zerfällt dadurch in eine *untere* Zelle mit schmaler Innen- und breiter Außenwand und eine *obere* mit breiter Innen- und schmaler Außenwand. Gelegentlich kann diese Diagonalwand aber auch fehlen.

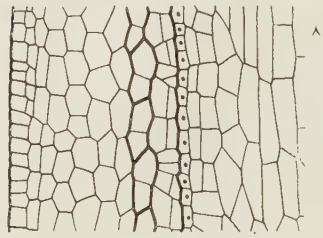


Abb. 38. 15. III. 26. Medianer Längsschnitt. Etwa ×265.

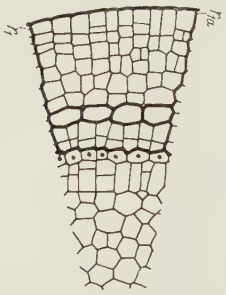


Abb. 39.

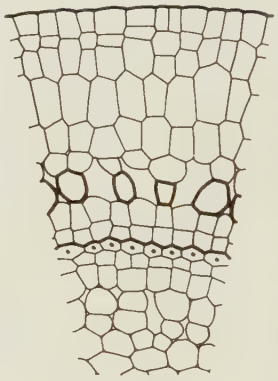


Abb. 40.

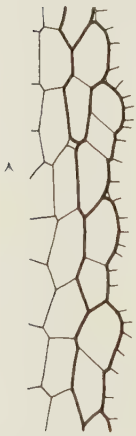


Abb. 41 A.

Abb. 41 B.

Abb. 39. 21. IV. 25. Querschnitt. Vom Exothecium ist $^1/_{16}$ dargestellt. Etwa ×265. — Abb. 40. 17. IV. 28. Querschnitt, Handschnitt. Etwa ×265. — Abb. 41 A. 24. III. 26. Medianer Längsschnitt. Dieselbe Kapsel wie Abb. 28. Etwa × 265. — Abb. 41 B. Tangentialer Längsschnitt durch die Spannfadenschicht derselben Kapsel. (Der darunter liegende Schnitt zeigt den äußeren Sporensack.) Etwa ×265.

Die weitere Entwicklung geht nun so vor sich, daß ein Teil der (breiten) Innenwand der oberen Zelle den dauernden Zusammenhang mit dem äußeren Sporensack behält, ebenso ein Teil der (breiten) Außenwand der unteren Zelle mit den Zellen der 3. Schicht. In der Längsrichtung bleiben die Spannfadenmutterzellen durch ihre Querwände miteinander verbunden. An allen übrigen Stellen, mit Ausnahme von kleinen Stücken der Radialwände, durch die der Zusammenhalt in tangentialer Richtung gewahrt wird, entstehen nach Auflösung der Mittellamellen Interzellularräume, die sich bald zu einem großen vereinigen (vergleiche dazu besonders den radialen Längs-

schnitt Abb. 45, den tangentialen Abb. 41 *B* und den Querschnitt Abb. 40).

Etwas weiter entwickelt als der in Abb. 37 dargestellte Schnitt ist der von Abb. 38. Die endgültige Schichtenzahl im Exothecium ist hier bestimmt schon erreicht, und zwar beträgt sie 9, es handelt sich somit um ein gut ausgebildetes Sporogon. (Es werden stets nur die primären Schichten gezählt, der Sporensack gilt also auch nach seiner Aufteilung durch tangentiale Wände als eine Schicht.) Die Zellen des späteren Wassergewebes haben an Größe zugenommen, die Wandverknickungen sind stärker geworden. Die 2. Schicht zeigt 3 Spannfadenmutterzellen, jede mit einer Diagonalwand. Durch ungleiches Wachstum der Zellen haben die Quer- und Diagonalwände eine andere Lage erhalten: erstere steigen schräg nach innen auf, während die letzteren etwas von ihrer Schiefstellung eingebüßt haben, ja vielfach fast horizontal stehen. Dadurch, daß der äußere Sporensack dort stärker wächst, wo er an eine untere Zelle der Spannfadenschicht anstößt, wird die Grenze zwischen beiden Schichten auf dem Längsschnitt zu einer Wellenlinie: die obere Zelle einer jeden Spannfadenmutterzelle bohrt sich gewissermaßen in den Sporensack ein. Jetzt beginnt die Bildung der Interzellularräume, die auf Tangentialschnitten im unteren Teil dieser Kapsel bereits sichtbar sind.

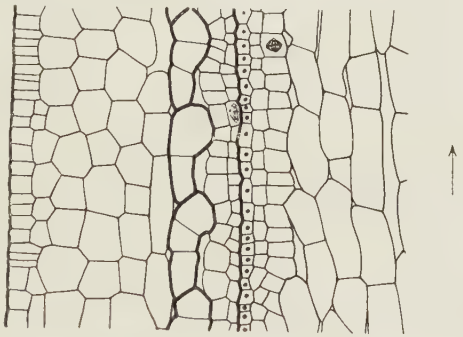


Abb. 42. 8. IV. 26. Medianer Längsschnitt. Etwa ×265.

Einen Querschnitt durch das Exothecium eines wenig jüngeren Sporogons gibt Abb. 39 wieder. Die Zellen der Wandschicht sind in der Differenzierung noch etwas zurück. An 2 Stellen sind zwischen der 2. und 3. Schicht kleine Interzellularen vorhanden. Die Zahl der Spannfadenmutterzellen auf dem Kreisumfang beträgt 64 (gegenüber 128 bei *Polytrichum commune*, VAN DER WIJK 1929, S. 355 und 363).

Die Spannfadenschicht ziemlich zu Anfang der Interzellularraumbildung zeigen der radiale Längsschnitt Abb. 41 *A*, der zu derselben Kapsel gehörige tangentiale Längsschnitt Abb. 41 *B* und der von einem ungefähr gleichaltrigen Sporogon stammende Querschnitt Abb. 40. Man sieht, daß die Auflösung der Mittellamellen an den radialen Wänden rascher vonstatten gegangen ist als an den tangentialen und an ersteren auch bereits in der 3. Schicht erfolgt ist (Querschnitt). Wie aus dem Tangentialschnitt ersichtlich, bleibt nur ein Teil der Spannfadenmutterzellen in direkter tangentialer Verbindung mit den Nachbarzellen. Der

Radialschnitt läßt deutlich den wellenförmigen Verlauf der Außenwand des äußeren Sporensacks erkennen. Hier ist die *obere* Zelle der 2. Spannfadenmutterzelle durch eine Wand geteilt, die der Diagonalwand parallel läuft.

Etwas weiter ist die Entwicklung in dem Sporogon Abb. 42 fortgeschritten. Die Zahl der Exotheciumschichten, die nun nicht mehr zunimmt, beträgt 7—8, die

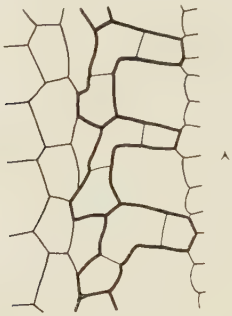


Abb. 43.

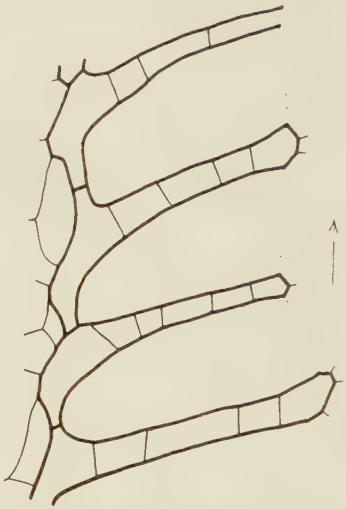


Abb. 44.

Abb. 43. Medianer Längsschnitt, Handschnitt. Sporogenes Gewebe 1-schichtig. Etwa ×265.
Abb. 44. Medianer Längsschnitt, Handschnitt. Sporogenes Gewebe 2-schichtig. Etwa ×265.

Verbindung zwischen dem Sporensack und der *unteren* Zelle ist überall gelöst. Zwischen der 2. und 3. Schicht finden sich kleinere Interzellularen.

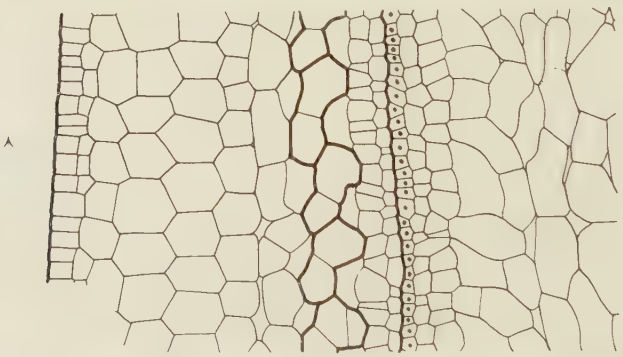


Abb. 45. 8.IV. 26. Medianer Längsschnitt. Nach 2 aufeinanderfolgenden Schnitten gezeichnet. Etwa ×265.

Die Längsschnittbilder von älteren Sporogonen fallen etwas verschieden aus, je nachdem, ob sich die Bildung von Spannfäden dauernd auf die 2. Schicht beschränkt, wie dies bei nur siebenschichtigem Exothecium wohl meist geschieht, oder ob überall oder an einzelnen Stellen (Falten!)

auch die 3. Schicht in solche aufgelöst wird. Die Untersuchungen wurden fast durchweg an Rasiermesserschnitten ausgeführt, die sich dazu besser eignen als Mikrotomschnitte.

Zwei Beispiele für den ersten Fall bringen die Abb. 43 und 44. Jede Spannfadenmutterzelle ist jetzt deutlich gegliedert in einen ungefähr längsverlaufenden und einen mehr oder weniger horizontalen Teil, eine Gliederung, die in Abb. 42 erst schwach kenntlich war. Letzterer ist in Abb. 43 und überhaupt in der Mehrzahl der Fälle ein Stück der oberen Zelle und bildet einen kürzeren oder längeren einfachen Faden, in dem eine größere Anzahl von Querwänden auftreten können. Er sitzt mit seinem inneren Ende dem äußeren Sporensack auf. Etwas verwickelter ist der Aufbau des längsgerichteten Anteils, der aus der unteren und dem Rest der oberen Zelle besteht. Er bildet häufig verschieden lange Arme aus, die zu den darunter und darüber gelegenen Spannfadenmutterzellen sowie nach außen zu der 3. Schicht hinführen, besitzt also Schwammparenchymcharakter. Streng genommen ist ja auch der horizontal verlaufende Teil nichts anderes als ein solcher stark verlängerter Arm. Abb. 44 zeigt eine nicht allzu seltene Ausnahme insofern, als die Diagonalwände fehlen.

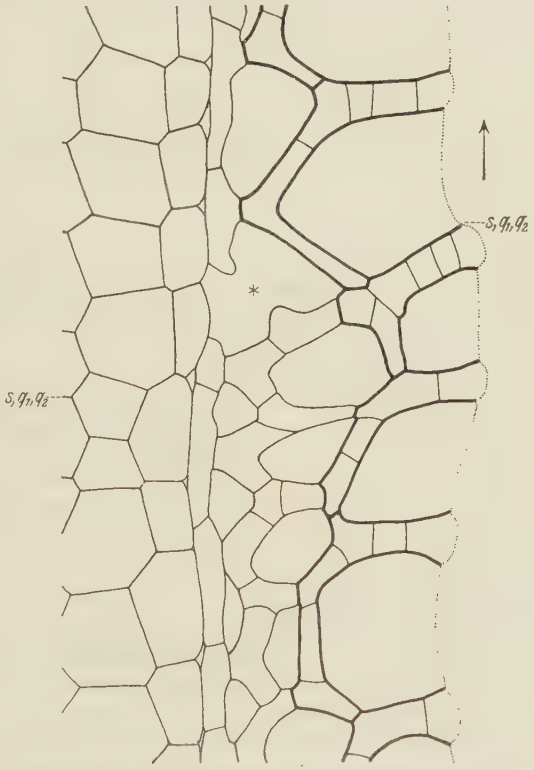


Abb. 46. Medianer Längsschnitt, Handschnitt. Sporogenes Gewebe etwa 1-schichtig. Etwa × 265.

Der andere Fall, nämlich daß die 2. und 3. Schicht Spannfäden bilden, ist in Abb. 45—47 dargestellt. Abb. 45 zeigt den Beginn der Umwandlung der 3. Schicht, in der die Entwicklung nicht immer so regelmäßig vor sich geht wie in der älteren. Man sieht auf dem Schnitt auch die starke Vergrößerung, die die Wandzellen besonders in den mittleren Lagen gegenüber Abb. 38 erfahren haben.

Ein treffendes Bild von einem teils ein-, teils zweischichtigen Spannfadengewebe gibt Abb. 46. Im oberen Teil ist das Exothecium achtschichtig; dort ist nur die 2. Schicht in Spannfäden umgewandelt. In dem durch eine s-, q_1- oder q_2-Wand davon getrennten unteren Abschnitt besitzt das Exothecium eine Mächtigkeit von 9 Schichten; hier haben sich die 2. *und* 3. Schicht an der Interzellularraumbildung beteiligt. Auffällig ist, daß zunächst auch die oberhalb dieser Grenze gelegene Zelle der 3. Schicht an der Fadenbildung teilgenommen hat, dann aber ist die

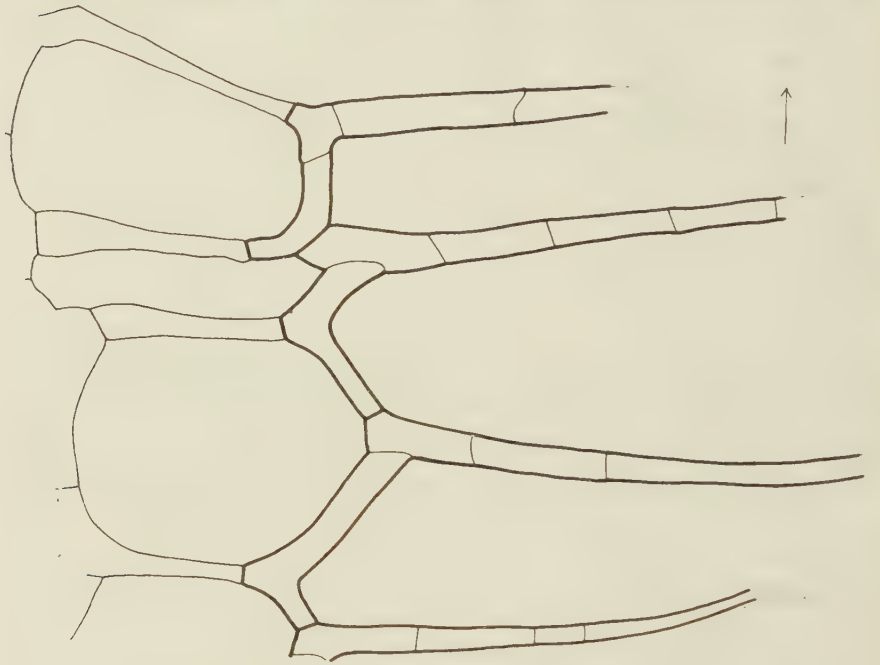


Abb. 47. Medianer Längsschnitt, Handschnitt. Sporogenes Gewebe etwa 4-schichtig. Etwa $\times 265$.

Verbindung mit der tiefer gelegenen Zelle gelöst worden, wie dies an den beiden mit * bezeichneten „Nasen" noch erkennbar ist. Ich möchte ausdrücklich betonen, daß es sich bei diesen „Nasen" nicht etwa um einen angeschnittenen Arm handelt.

Abb. 47 zeigt das Gewebe zwischen der Wand und einer Einbuchtung des Sporensacks. Die Fäden können sich jeder Vergrößerung des Interzellularraums anpassen. Zum Teil ist der Querdurchmesser solch langer Fäden auffällig gering, z. B. an dem obersten Faden der äußeren Schicht, so daß ich Lorch (1909, S. 536) beistimmen möchte, der angibt: „. . . sie sind wohl einer gewissen Dehnung fähig."

Einen Querschnitt durch einen noch jungen Interzellularraum zeigt

Abb. 48. Es ist gerade eine Stelle getroffen, wo zwei tangential benachbarte Spannfäden miteinander in Verbindung geblieben sind. Auf dem Kreisumfang sind 61 Spannfäden vorhanden. Die Auflösung des Gewebeverbandes ist in der 2. und 3. Schicht erfolgt, die Dicke des Exotheciums beträgt 9 Schichten.

Die Teilungen in der *Epidermis* hören etwas später auf als im benachbarten Wassergewebe, während der Bildung der Interzellularräume, solange das sporogene Gewebe noch einschichtig ist. Die Zahl der Epidermiszellen schwankt stark, sie liegt auf dem Querschnitt etwa zwischen 200 und 300 (bei 256 Zellen sind alle r_5-Wände vorhanden). Die Zellen vom Übergang Seta-Apophyse bis zum Annulus zeigen eine papillenartige Vorwölbung (Vaizey 1888, 3, Lorch 1909). Die Epidermisaußenwand ist stark verdickt und von einer ziemlich dünnen Kutikula überdeckt, die sich mit Sudanglyzerin deutlich rot färbt.

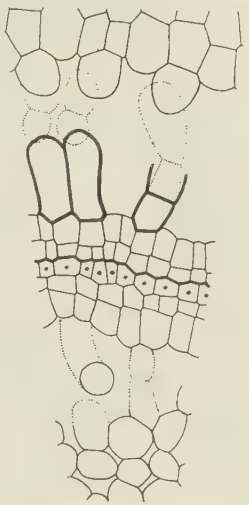


Abb. 48. 17. IV. 28. Querschnitt, Handschnitt. Sporogenes Gewebe 1-schichtig. Etwa ×265.

Äußerer Sporensack, sporogenes Gewebe, innerer Sporensack.

Einzelheiten zur Entwicklung des sporogenen Gewebes, zum Teil auch des äußeren und inneren Sporensacks, bringen die Längsschnittbilder 37, 38, 42, 45, 49—52 und die Querschnitte Abb. 39, 40, 48, 53 und 54. Zunächst — vor und zu Beginn der Interzellularenentwicklung — gliedert sich jeder Sporensack durch das Auftreten von Tangentialwänden in eine dem sporogenen Gewebe anliegende und eine dem Interzellularraum des Exo- bzw. Endotheciums benachbarte Schicht. Beide werden weiterhin nur durch quer und radial verlaufende Wände geteilt. Dabei kennzeichnen sich die das sporogene Gewebe begrenzenden Zellen in der Regel durch einen geringeren Querdurchmesser und im entwickelten Zustand häufig durch den Mehrbesitz je einer Quer- und Radialwand, auch sind sie blasser grün.

Das kleinzellige sporogene Gewebe fällt in allen mit Hämatoxylin behandelten Präparaten durch seine dunkle Farbe sofort auf. In Schnitten durch die lebende Kapsel tritt es im jugendlichen Zustand kaum hervor, später erscheint es grau, bei Zusatz von Jodjodkaliumlösung bräunlich. Seine Plastiden sind zunächst deutlich grün, werden aber bald so blaß und heben sich so wenig von dem übrigen Zellinhalt ab, daß ich nicht entscheiden kann, ob sie zur Zeit der Sporenmutterzellen und jungen Sporen überhaupt noch Chlorophyll besitzen, oder ob reine Leukoplasten vorliegen. Ältere Sporen zeigen deutliche Chloroplasten.

Das sporogene Gewebe beginnt mit der Bildung von Tangentialwänden erst etwa zu der Zeit, wo der Kapselumriß schon deutlich vierkantig wird. Die Art der Aufteilung ist aus den Abbildungen ohne weiteres ersichtlich. Benachbarte, von einer Zelle abstammende Zellen teilen sich häufig gleichzeitig (vgl. Abb. 50 und 52). Wilson (1909) gibt für

Abb. 49.

Abb. 50.

Abb. 51.

Abb. 52.

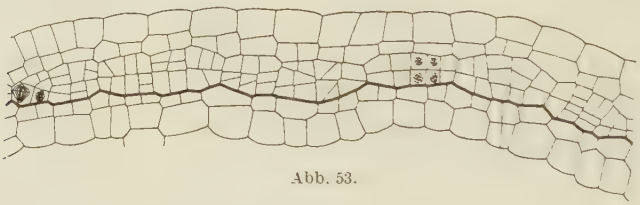


Abb. 53.

Abb. 54.

Abb. 49. 30. III. 26. Medianer Längsschnitt. Etwa ×265. — Abb. 50. 21. IV. 25. Medianer Längsschnitt. Etwa ×265. — Abb. 51. 8. IV. 26. Medianer Längsschnitt. Etwa ×265. — Abb. 52. 23. IV. 26. Medianer Längsschnitt. Die Sporenmutterzellen beginnen, sich durch Verquellen der Mittellamellen aus dem Verbande zu lösen. Etwa ×265. — Abb. 53. 11. IV. 26. Querschnitt. Etwa $^1/_{16}$ des sporogenen Gewebes. Etwa ×265. — Abb. 54. 29. IV. 26. Querschnitt. Alter wie Abb. 52. Etwa ×265.

Mnium hornum an, daß stets alle aus einer Mutterzelle des Archespors hervorgegangenen Zellen sich genau zur selben Zeit teilen. Für *Polytrichum* ist das deshalb schwer nachzuweisen, weil die von *einer* Zelle herrührende Gruppe später nicht genügend deutlich hervortritt. Die Sporenmutterzellen sind gebildet, wenn das sporogene Gewebe etwa 4—6schichtig ist. Nun werden die Mittellamellen aufgelöst, wobei eine Art Schleim entsteht, in dem die Sporenmutterzellen und später die jungen Sporen liegen. Dabei nimmt natürlich der Raum, in dem sich

diese Zellen befinden, bedeutend an Größe zu, und zwar auf Kosten der beiden großen Interzellularräume: man vergleiche Abb. 31 (vor Auflösung der Mittellamellen) und Abb. 55 (Sporentetraden). Die Sporenmutterzellen sind zu keiner Zeit kugelig, wie z. B. die von *Sphagnum* (Melin 1915), sondern sie haben etwa die Gestalt eines Tetraeders mit abgerundeten Ecken, ähnlich denen von *Catharinea* (Allen 1916, Meyer 1922).

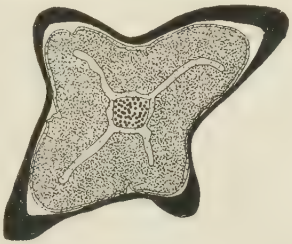


Abb. 55. 29. IV. 26. Querschnitt durch den sporenbildenden Teil einer Kapsel mit Sporentetraden. Vgl. Abb. 31. Übersichtsbild. Vergr. etwa ×16.

Im ganz jungen Archespor enthält jede Zelle 2—4 Chromatophoren (wie bei *Sphagnum*, Melin 1915). Dann unterbleibt, wie bekannt (Sapěhin 1911, Melin 1915) die Plastidenteilung, bis jede Zelle nur noch einen besitzt. In meinen mit Chromsäure-eisessig fixierten Präparaten zeigten die Chromatophoren im sporogenen Gewebe dieselbe Form, wie Melin (1915) sie für die von *Sphagnum* beschreibt. Im August 1930 hat Weier eine Arbeit über die Gestalt des Plastiden im sporogenen Gewebe von *Polytrichum commune* veröffentlicht. Mit Hilfe besonders geeigneter Fixierungen und Färbungen (z. B. Champy-Kull, da Fano) weist er eine Differenzierung dieser Plastiden nach in einen fadenförmigen Teil, das Plastonema, und einen häutigen, das Plastosom. Ob die Chro-

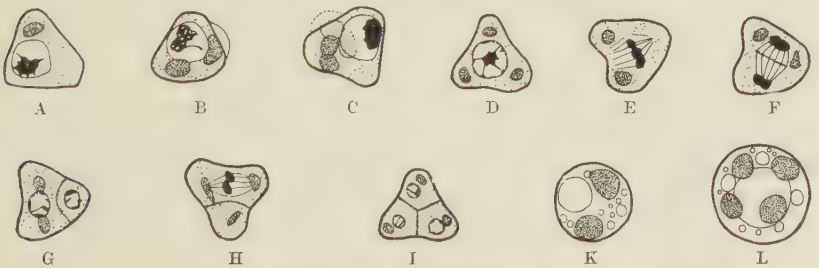


Abb. 56. A—L. Sporenmutterzellen und Sporen. S. Text. Vergr. etwa 1060. A und B. 29. IV. 26. Aus einem Kapsellängsschnitt. Sporenmutterzellen wie in Abb. 52, zu Beginn der Loslösung aus dem Verband. C 29. IV. 26. Aus einem Kapsellängsschnitt. D—I 29. IV. 26. Ans einem Kapselquerschnitt. K und L September 1930. Lebende Sporen mit Öltropfen und 2 (K) bezw. 4 (L) Chloroplasten.

matophoren von *Polytrichum juniperinum* bei entsprechender Behandlung denselben eigentümlichen Bau zeigen, konnte ich aus Mangel an lebendem Material nicht mehr nachprüfen.

Wenn die Sporenmutterzellen sich aus dem Verbande zu lösen beginnen, besitzen sie ein Chromatophor. Der Kern ist im Zustand der Synapsis und liegt exzentrisch (Abb. 56 *A*), wie das auch Wilson (1909), Sapěhin (1911) und Melin (1915) betonen. Das Chromatophor teilt sich in 2 (*B*), dann in 4 (*C*) Stücke. Diese wandern in die 4 Ecken des Tetra-

eders, während der Kern die Mitte der Zelle einnimmt (*D*). Die nun folgende Kernspindel besitzt 2 ziemlich stumpfe Pole, die zwischen je 2 Chromatophoren liegen (*E*). Im Anschluß an die Kernteilung wird eine Wand gebildet (*F*, *G*; ebenso bei *Mnium*, Wilson 1909 und bei *Catharinea*, Allen 1916). Die 2. Teilung findet in beiden Zellen gleichzeitig statt, die Spindeln stehen ungefähr senkrecht aufeinander, ihre Pole sind auf die Chromatophoren zu gerichtet (*H*). Die Sporen besitzen je 1 Plastiden (*I*). In reifen Sporen beobachtete ich 2—4 Chloroplasten, außerdem meist einen größeren und zahlreiche kleinere Öltropfen (Abb. 56 *K* und *L*).

Ebenso wie bei *Amblystegium* (Marchal 1912), aber abweichend von *Mnium* (Wilson 1909) und *Ceratodon* (Kuntzen 1912) kann man in derselben Kapsel fast alle Stufen der Tetradenteilung finden: die Abb. 56 *D* bis *I* stammen von der gleichen Kapsel.

Interzellularraum des Endotheciums und Kolumella.

Der Interzellularraum des Endotheciums wird im wesentlichen auf dieselbe Weise gebildet wie der des Exotheciums, wie aus den Abb. 37, 38, 40, 42, 45 und 48 hervorgeht. Die Entwicklung ist hier jedoch oft etwas weniger regelmäßig, vielleicht eine Folge davon, daß im Endothecium keine deutliche Schichtenbildung vorhanden ist (vgl. Abb. 39).

Die Kolumella besteht aus in der Längsrichtung gestreckten Zellen, an deren Kanten kleine Interzellularräume entlang laufen. Ihre äußerste Schicht besitzt infolge reichlichen Chlorophyllgehalts eine lebhaft grüne Farbe, während der übrige Teil blaßgrün erscheint.

Betrachtet man einen Schnitt durch eine Kapsel mit bereits mehrschichtigem sporogenem Gewebe in Sudanglyzerin, so sieht man, daß sich alle Wände, die an Interzellularräume anstoßen, rot gefärbt haben. Eine besonders kräftige Farbe zeigen die Außenwand des äußeren und die Innenwand des inneren Sporensacks.

Der Spaltöffnungsring.

Die Entwicklung der Spaltöffnungen.

Bekanntlich liegen die Spaltöffnungen von *Polytrichum juniperinum* in einer Rinne, die sich zwischen dem sporenbildenden Teil der Kapsel und der eigentlichen Apophyse befindet. Sie entsteht etwa um dieselbe Zeit wie das sporogene Gewebe (vgl. Tafel I), zugleich mit den Anlagen der Spaltöffnungen. Diese bilden sich auf einem Abschnitt ungefähr von der Höhe eines halben Segments. So findet man sie auf Tafel I auf der rechten Seite fast ausschließlich zwischen *M* und *N*. Die Entwicklung der Spaltöffnungen bis kurz vor Bildung des Spaltes bringen auf dem Querschnitt die Abb. 57—60, auf dem Längsschnitt und dem jeweils zur selben Kapsel gehörigen Flächenschnitt die Abb. 61 *A*—64 *A* bzw.

61 *B*—64 *B*. Die jüngsten Anlagen erkennt man an der starken Vorwölbung ihrer Außenwand, dann auch an ihrer Größenzunahme im Vergleich mit den Nachbarzellen. Bald tritt eine meist annähernd in der

Abb. 57. Abb. 58. Abb. 59. Abb. 60.

Abb. 57. 21. IV. 26. Querschnitt durch dasselbe Sporogon wie Abb. 27. Etwa ×265.
Abb. 58. 8. IV. 26. Querschnitt. Sporogenes Gewebe 1-schichtig. Etwa ×265.
Abb. 59. 24. III. 26. Querschnitt. Sporogenes Gewebe 1-schichtig. Etwa ×265.
Abb. 60. 11. IV. 26. Querschnitt durch dasselbe Sporogon wie Abb. 53. Etwa ×265.

Kapsellängsrichtung verlaufende Wand auf. Damit sind die beiden Schließzellen gebildet. In Abb. 57 sind auf *einem* Querschnitt 5 junge Spaltöffnungen in 5 verschiedenen Entwicklungsstufen zu sehen. Wäh-

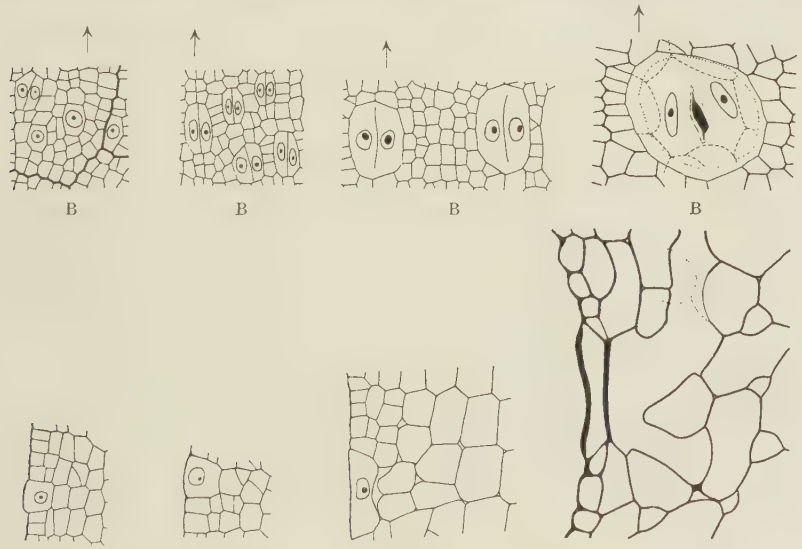


Abb. 61. Abb. 62. Abb. 63. Abb. 64.

Abb. 61 A. 15. III. 26. Medianer } Längsschnitt durch dasselbe Sporogon wie Tafel I.
B. Tangentialer } Etwa ×265.
Abb. 62 A. 15. III. 26. Medianer } Längsschnitt durch dasselbe Sporogon wie Abb. 37.
B. Tangentialer } Etwa ×265.
Abb. 63 A. 24. III. 26. Medianer } Längsschnitt durch dasselbe Sporogon wie Abb. 28
B. Tangentialer } und 41. Etwa ×265.
Abb. 64 A. 30. III. 26. Medianer } Längsschnitt durch ein Sporogon mit 1—2-schichtigem
B. Tangentialer } sporogenem Gewebe. Etwa ×265.

rend das benachbarte Gewebe seine letzten Teilungen durchmacht, wächst die Spaltöffnung weiter heran. Oft ist jetzt und wenig später ihre Außenwand etwas dünner als die der Nachbarzellen. Dann werden die

Ränder der die Schließzellen trennenden Wand aufgelöst (Abb. 63 *B*), es entstehen die bekannten „fusionierten Schließzellen" (Haberlandt 1886). Ungefähr zur selben Zeit beginnt die Entwicklung der Atemhöhle (Abb. 58, 59, 63 *A*). Hand in Hand mit ihrer Bildung geht eine deutliche Veränderung der Gestalt der Schließzellen auf dem Längsschnitt. Während sie dort bisher annähernd quadratisch erschienen, erfahren sie jetzt eine starke Streckung in der Längsrichtung. Auf dem Querschnitt erkennt man die Stelle des späteren äußeren Gelenks (Kuhlbrodt 1923) an einer schwachen Eindellung der Außenwand (Abb. 58, 59). Die Spaltöffnungen können sehr verschieden stark vorgewölbt sein. Schließlich werden die Wandverdickungen aufgelagert. Die Abb. 60, 64 *A* und B zeigen Spaltöffnungen kurz vor Entstehung des Spalts mit bereits verquollener Mittellamelle.

Ein Eingehen auf den Bau der fertigen Spaltöffnungen erübrigt sich, da über ihn, ebenso wie über abnorme Bildungen, mehrere Abhandlungen erschienen sind, von denen ich nur die jüngste von Kuhlbrodt (1923) hier erwähnen will, in der die Literatur aufgeführt ist.

Literaturverzeichnis.

Allen, Charles E.: Four-lobed spore mother cells in *Catharinea*. Amer. J. Bot. **3**, 456—460, Abb. 1—2 (1916). — **Boucherie, E.:** Les phénomènes cytologiques de la sporogénèse chez le *Barbula muralis*. C. r. Acad. Sci. Paris **156**, 1692—1694 (1913). — **Bünger, E.:** Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapsel. Bot. Zbl. **42**, 193—199, 225—230, 257—262, 289—296, 321—326, 353—356 (1890). — **Campbell, Douglas Houghton:** The structure and development of Mosses and Ferns, 2. Aufl. New York 1905. — **Dihm, H.:** Untersuchungen über den Annulus der Laubmoose. Flora **79**, Erg.-Bd. z. Jg. 1894, 286—349, Taf. 7—9 (1894). — **Dodel-Port, Arnold** u. **Carolina:** Erläuternder Text zum Anatomisch-physiologischen Atlas der Botanik. Taf. 18: *Polytrichum gracile* Menz (Liefg 4). Eßlingen a. N.: Schreiber 1878—1883. — **Firtsch, G.:** Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von *Polytrichum juniperinum*. Ber. dtsch. bot. Ges. **1**, 83—97 (1883). — **Goebel, Karl:** Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora **96**, 1—202, Abb. 1—144 (1906). — **Grimme, A.:** Über die Blütezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. Hedwigia **42**, 1—75, Taf. 1 (1903). — **Haberlandt, G.:** Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Jb. f. wiss. Bot. **17**, 359—498, Taf. 21—27 (1886). — **Hagen, J.:** Forarbejder til en Norsk Lövmosflora. XIX. Polytrichaceae. Kgl. Norske Videnskabers Selskabs Skrifter **1913**, Nr 1, 76 S., 2 Abb. (teilweise französisch). Trondhjem **1914**. — **Hofmeister, Wilhelm:** Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig 1851. — **Janzen, P.:** *Funaria hygrometrica*. Ein Moosleben in Wort und Bild. Schr. naturforsch. Ges. Danzig, Neue Folge, **12**, H. 3, 1—44, Abb. 1—26 (1909). — **Kienitz-Gerloff, F.:** Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmoos-Kapsel und die Embryo-Entwicklung einiger Polypodiaceen. Bot. Ztg **36**, 33—64, Taf. 1—3 (1878). — **Kuhlbrodt, Hans:** Über die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates am Sporophyten

der Moose. Beiträge zur allgemeinen Botanik, herausgeg. von HABERLANDT **2**, 363—402, Taf. 1 (1923). — **Kuntzen, Heinrich:** Zur Entwicklungsgeschichte des Sporogons von *Ceratodon purpureus*. Diss. Berlin 1912. — **Lantzius-Beninga, S.:** Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristomes. Ver. ksl. Leopold.-Carol. Akad. Naturforsch. **14**, 2. Abt., 555—604, Taf. 56—66 (= Nova acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolineae Naturae Curiosorum **22**, 2. Abt.). Breslau u. Bonn 1850. — **Lorch, Wilhelm:** Die Polytrichaceen. Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl. **23**, 3. Abt., 445—546, 65 Abb. (1909). — Über die Saugzellen im Fuße und in der Vaginula bei den Laubmoosen. Ber. dtsch. bot. Ges. **43**, 120—127, 2 Abb. (1925). — **Magdeburg, Fritz:** Die Laubmooskapsel als Assimilationsorgan. Diss. Berlin 1886. — **Marchal, Em.:** Recherches cytologiques sur le genre „*Amblystegium*". Bull. Soc. roy. Bot. Belg. **51** (2. sér., **1**), fasc. 1, 189—203, 1 Taf. (1912). — **Melin, Elias:** Die Sporogenese von *Sphagnum squarrosum* PERS. Nebst einigen Bemerkungen über das Antheridium von *Sphagnum acutifolium* EHRH. Sv. bot. Tidskr. **9**, 261—293, 2 Abb., Taf. 1 (1915). — **Meyer, K. J.:** Développement du sporogone de *Catharinea undulata*. Z. russk. bot. Obsc. (Journ. de la Soc. bot. Russ.) **7**, 101—110, 25 Abb. (1922) (russisch mit französischer Zusammenfassung). Petrograd 1924. — **Müller, N. J. C.:** Die Entwicklungsgeschichte der Kapsel von *Ephemerum*. Jb. f. wiss. Bot. **6**, 237—248, Taf. 12—14 (1867—1868). — **Ruhland, W.:** Musci. Allgemeiner Teil. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien, herausgeg. von A. ENGLER **10**, 1. Hälfte, 1—100, Abb. 1—90, 2. Aufl. 1924. — **Sapěhin, A. A.:** Über das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe (vorl. Mitt.). Ber. dtsch. botan. Ges. **29**, 491—496, 5 Abb. (1911). — **Schimper, W. Ph.:** Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousess. Straßburg 1848. — **Vaizey, J. Reynolds:** 1. The transpiration of the sporophore of the Musci. Ann. of Bot. **1**, 73—74 (1887). — 2. On the absorption of water and its relation to the constitution of the cell wall in Mosses. Ebenda **1**, 147—152 (1887). — 3. On the anatomy and development of the sporogonium of the Mosses. J. Linnean Soc. Bot. **24**, 262—285, Taf. 9—12 (1888). — **Vouk, F.:** Das Sporogonium von *Orthotrichum*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **73**, 385—395, Taf. 1—2 (1876). — **Weier, T. Elliot:** Notes on the plastid and other cytoplasmatic bodies during sporogenesis and spermatogenesis in *Polytrichum commune*. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **16**, 536—543, Abb. 1—7 (1930). — **van der Wijk, R.:** Über den Bau und die Entwicklung der Peristomzähne bei *Polytrichum*. Rec. Trav. bot. néerl. **26**, 289—395, 43 Abb. (1929). — **Wilson, Malcolm:** On spore formation and nuclear division in *Mnium hornum*. Ann. of Bot. **23**, 141—157, Taf. 10—11 (1909).

Nachtrag:

Lorch, Wilhelm: Anatomie der Laubmoose. In: Handbuch der Pflanzenanatomie, herausgeg. von K. LINSBAUER, 2. Abt., 2. Teil, **7/1** (1931).

(Der Band erschien erst nach Fertigstellung meiner Arbeit und konnte nicht mehr berücksichtigt werden.)

Erklärung der Abbildung auf Tafel I.

15. III. 26. Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines Sporophyten zu Beginn der Ausbildung des sporogenen Gewebes und der Spaltöffnungen. Nach 2 aufeinander folgenden Schnitten gezeichnet. *Sp* = Spaltöffnungsanlage. Etwa × 265.

Lebenslauf.

Ich, Hildegard Wenderoth, wurde am 10. Dezember 1899 in Kassel geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

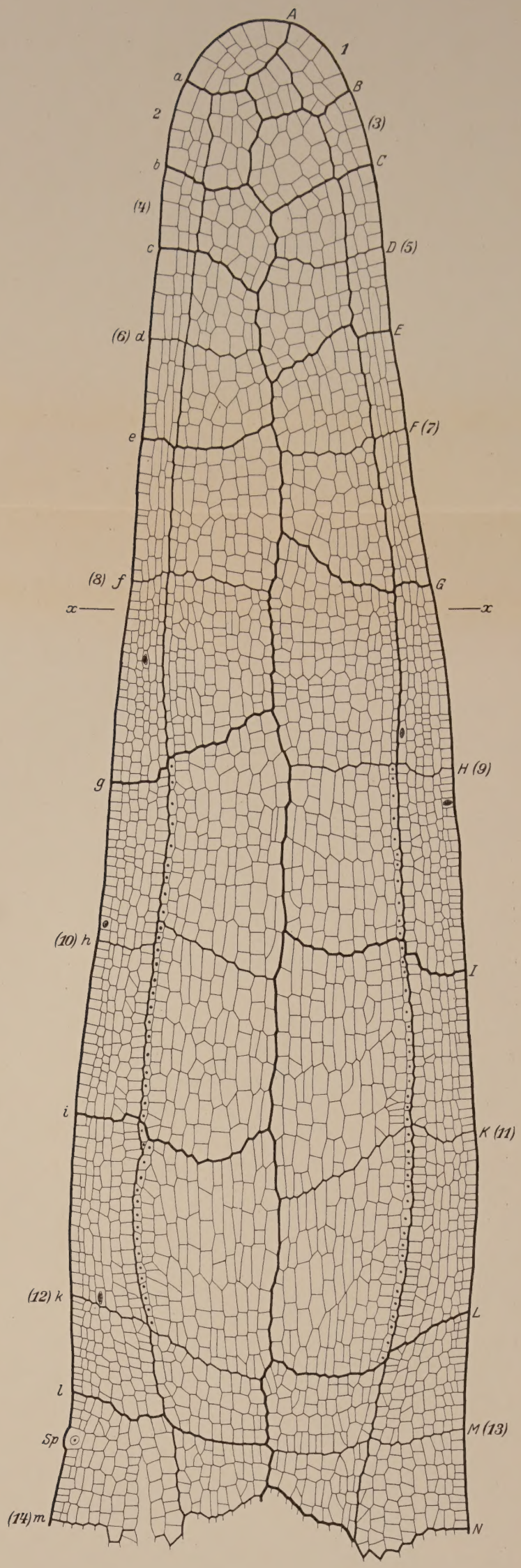
Von 1906—1913 besuchte ich die Kuratoriumsschule (Lyzeum) zu Kassel, darauf die dortige (realgymnasiale) Studienanstalt, die ich 1917 mit dem Zeugnis der Reife für Unterprima verließ.

Nach dreijähriger Tätigkeit als Apothekerlehrling und einjähriger Gehilfenzeit studierte ich vom Sommerhalbjahr 1922 bis zum Winterhalbjahr 1923/24 Pharmazie an der Universität Marburg. Nach bestandenem pharmazeutischem Staatsexamen studierte ich von Ostern 1924 bis Ostern 1927 an derselben Universität Naturwissenschaften. Seit August 1926 bin ich mit der Verwaltung einer Assistentenstelle am Botanischen Institut der Universität Marburg beauftragt.

Am 22. April 1931 bestand ich das Rigorosum. Seitdem setze ich meine Assistententätigkeit am Marburger Botanischen Institut fort.

Meinen akademischen Lehrern, besonders aber Herrn Prof. Dr. P. Claussen, auf dessen Anregung hin diese Arbeit ausgeführt wurde, spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig


A
1
a
B
2
(3)
b
C
(4)
c
D (5)
(6) d
E
e
F (7)
(8) f
G
x
x
g
H (9)
(10) h
I
i
K (11)
(12) k
L
l
Sp
M (13)
(14) m
N